ANNALI

DI

BOTANICA

PUBBLICATI

DAL

Prof. ROMUALDO PIROTTA

Direttore del R. Istituto e del R. Orto Botanico di Roma

VOLUME QUINDICESIMO

CON XIV TAVOLE
E VARIE FIGURE NEL TESTO

ROMA
TIPOGRAFIA DEL SENATO DI G. BARDI

1922

ANNALI

DI

BOTANICA

PUBBLICATI

DAL

Prof. ROMUALDO PIROTTA

Direttore del R. Istituto e del R. Orto Botanico di Roma

VOLUME QUINDICESIMO

CON XIV TAVOLE

E VARIE FIGURE NEL TESTO

ROMA

TIPOGRAFIA DEL SENATO DI G. BARDI

—

1922

INDICE PER AUTORI

Il fascicolo 1°, pag.	1 - 64	fu pubblicato il 31 gennaio 1920
» 2°, »	65 - 96	» 20 ottobre 1920
» 3°, »	97 - 196	» 28 febbraio 1921
» 4°, »	197 - 296	» 28 febbraio 1922

VOL. XV. [pubblicato il 31 gennaio 1920] FASC. 1°

ANNALI DI BOTANICA

PUBBLICATI

DAL

PROF. ROMUALDO PIROTTA

Direttore del R. Istituto e del R. Orto Botanico di Roma

INDICE

ROMA
TIPOGRAFIA DEL SENATO
DI GIOVANNI BARDI

1920

Gli **Annali di Botanica** si pubblicano a fascicoli, in tempi non determinati e con numero di fogli e tavole non determinati. Il prezzo sarà indicato numero per numero. Agli autori saranno dati gratuitamente 25 esemplari di estratti. Si potrà tuttavia chiederne un numero maggiore, pagando le semplici spese di carta, tiratura, legatura, ecc.

Gli autori sono **responsabili** della forma e del contenuto dei loro lavori.

N.B. — Per qualunque notizia, informazione, schiarimento, rivolgersi al prof. R. PIROTTA, R. Istituto Botanico, Via Milano, 41. — ROMA.

Contribuzione allo studio della pistillodia ovulare

di ROBERTO SAVELLI (1)

(Tav. I).

SOMMARIO. — 1. Introduzione: Criteri d'accertamento, casi noti. - 2. Descrizione delle metamorfosi ovulari: *a*) in *Datura stramonium*. *b*) in *Nicotiana rustica*. *c*) in *Nicotiana sylvestris*. *d*) in *Dianthus caryophyllus*. - 3. I caratteri più salienti delle metamorfosi ovulari osservate. - 4. Analogie di comportamento nelle manifestazioni teratologiche di *Datura stramonium* e *Nicotiana rustica*, condizioni della loro comparsa. - 5. Cenno sulle anomalie che accompagnano le metamorfosi ovulari: *a*) in *Datura stramonium*, *b*) in *Nicotiana rustica*, *c*) in *Nicotiana sylvestris*. - 6. Ricerca di un nesso fra la pistillodia ovulare e le anomalie concomitanti; valore da attribuirsi alla pistillodia stessa. - 7. Riassunto.

1. Una delle più rare anomalie vegetali è la pistillodia ovulare consistente nella metamorfosi dell'ovulo in un organo presentante alcuni o tutti i caratteri propri del carpello. Sebbene il concetto di metamorfosi sia piuttosto vago, non può tuttavia consentirglisi una estensione indefinita e nel caso specifico occorre stabilire rigorosamente che non può asserirsi l'esistenza di pistillodia ovulare pel semplice fatto che un corpo carpelliforme sorga da un margine carpellare o da una espansione placentare, da un luogo cioè da cui potrebbe nascere un ovulo; ma occorre almeno l'indizio che questo corpo carpelliforme provenga veramente dalla deviata evoluzione di un primordio ovulare, cioè di un abbozzo capace, in normali condizioni, di svilupparsi in ovulo. Senza di ciò potrebbe sempre pensarsi a una neoformazione, ad una specie di carpello avventizio privo d'ogni relazione coll'ovulo, così come ne sono certamente privi quei carpelli abnormi che Schimper (2)

(1) Il presente lavoro fu eseguito nel Laboratorio Botanico del R. Istituto Superiore Agrario di Perugia: al professore O. Kruch esprimo la più viva riconoscenza per l'interessamento gentilmente accordatomi e per l'ospitalità largamente concessami.

(2) C. SCHIMPER, *Flora*, 1829, p. 427 riportato da Penzing. - *Miscellanea teratologica*. Mem. Ist. Lomb. Sc. Lett., vol. XV, p. 204, 1884.

vide nascere sull'esterno dell'ovario di *Papaver*, dal dorso dei carpelli normali. La prova della metamorfosi in ogni singolo caso è difficile a raggiungersi; ma la supposizione ne apparirà sufficientemente basata ove si riscontri qualche caso di passaggio collegante la struttura ovulare normale con quella dei corpi carpelliformi o quando almeno si riscontri una tendenza generale alla alterazione degli ovuli che lasci scorgere nella pistillodia una fase dell'alterazione medesima. Questa cautela mi appare tanto più necessaria considerando un'altra difficoltà proveniente dal fatto già noto, ed anche da me osservato, che in certi casi la formazione di corpi carpelliformi sulle placente è accompagnata da produzione di corpi simili provenienti da diafisi ed ecblastesi carpidica, ciò che può ostacolare l'accertamento materiale dell'inserzione e provenienza di ciascuno dei corpi considerati, diminuendo così l'evidenza della trasformazione ovulare ove questa non sia da altri argomenti provata.

Ciò premesso, e per quanto mi consta, fenomeni riferibili a pistillodia ovulare risultano essere quelli constatati dal Berkley in *Dianthus caryophyllus* (1), dal Vuillemin, in *Begonia erecta* (2), dal Mottareale (3) e da Harris (4) in *Capsicum annuum*, cui sono da aggiungersi con tutta probabilità anche quelli descritti dal Prain (5) e dal Bernard (6) in *Carica papaya*. Sembrami dunque interessante comunicare nella presente nota le osservazioni da me fatte in proposito, parte casualmente, parte in seguito ad apposita ricerca nel triennio 1916-18 e che vengono ad aumentare notevolmente il numero dei casi noti.

2. *A*) Nascenti sui margini placentari d'una ventina di ginecei anomali di *Datura stramonium*, spiccavano a prima vista certe appendici verdi più o meno fitte, di varia forma; e fra esse scorgevansi, anche più numerosi, altri organi di aspetto e dimensioni

(1) *Gardners Chronicles*, september 28 Th, pag. 612, 1850.

(2) P. Vuillemin, *Transformation des ovules de «Begonia» en carpelles et en pétales*. (Paris, Bull. Soc. Bot., t. 42, p. 143-150), 1895.

(3) G. Mottareale, *Gelate e fenomeni cleistogamici e teratologici nel «Solanum melongena» e nel «Capsicum annuum» e «C. grossum»*. (Annali R. Scuola sup. d'agricoltura di Portici, Ser. II, vol. V, 1904, p. 2 con tre tav.).

(4) J. A. Harris, *Prolification of the fruit in «Capsicum» and «Passiflora»* (Missouri Bot. Gard., 1906, p. 133).

(5) D. Prain. *A case of Pleiotaxy of the Ginaecium* (Proc. As. Soc. Bengal, 1895, Calcutta, 1896, p. 196-198, tav. 4-5) rec. in *Revue gen. de Bot.*, Paris 1906. – XVIII, p. 131 e in *Botanischer Jahresbericht*, 1897. II, p. 290.

(6) Ch. Bernard, *Anomalie des fruits de «Carica Papaya»* (Ann. Buitenzorg, Vol. XXII, 2ª serie, vol. VII, 1908).

meno notevoli. Esaminando tutte queste formazioni si trovano in primo luogo abbondanti gli ovuli semplicemente mal conformati, più o meno abortivi, spesso con funicolo alquanto allungato; mai superante i due mm.; essi mostrano più o meno sviluppato il sacco embrionale.

Assai meno numerosi sono alcuni corpi biancastri di dimensioni variabili da un mezzo mm. a due mm. e mezzo: taluni presentano una parte peduncolare cilindrica portante un' espansione terminale grossa e diritta, tale da conferir loro una forma clavata (tav. I, fig. 1), oppure ricurva con un piccolo solco sul lato interno della curvatura: oppure anche un po' schiacciata con alcune pliche; altri sono allungati, appiattiti, con l'apice e con la parte superiore dei margini muniti di molte e grosse papille (tav. I, fig. 2), oppure invece quasi lisci, od anche piegati a pastorale, inferiormente incavati, superiormente cilindrici (tav. I, fig. 3).

Altri infine si presentano molto ingrossati inferiormente e muniti di un apice lungo, assottigliato, filiforme. In base a quanto avrò in seguito occasione di osservare in *Nicotiana* credo di poter ritenere, per analogia, che questi corpi corrispondano al funicolo trasformato.

Sono assai numerose certe produzioni verdi, in varî gradi di sviluppo, costituite da un lungo peduncolo portante una specie d'imbuto tale da ricordare un ascidio. Queste formazioni si possono agevolmente interpretare come ovuli a funicolo assai allungato il quale ha prodotto un'espansione laterale rilevata in forma di cercine, come normalmente avviene nei primordi dello sviluppo dell'ovulo. L' ulteriore sviluppo del cercine, anzichè dar luogo al tegumento ovulare destinato a proteggere la nocella (nelle nostre formazioni completamente abortita) origina questi imbuti che ritengo corrispondere appunto al tegumento ovulare metamorfizzato ed esageratamente sviluppato. Talora questi imbuti sono regolari a contorni quasi perfettamente circolari; più spesso un lato di essi tende manifestamente a svilupparsi di più e ad assumere forma acuminata (tav. I, fig. 4). A questa porzione apicale arriva la nervatura principale da cui si dipartono nervature secondarie disposte come in una foglia e in qualche caso si giunge ad una formazione manifestamente distinta in picciolo e lembo in cui soltanto i margini inferiori di questo sono connati ad imbuto. Così si fa passaggio ai casi assai numerosi (circa un centinaio) in cui gli ovuli sono completamente trasformati in foglie verdi di lunghezza variabile da uno a sei mm. Poche ne furono trovate munite di picciolo corrispondente evidentemente al funi-

colo e raggiungente talora i tre mm.; in massima parte sono subpicciolate, con peli comuni e capitati, diverse fra loro solo per l'apice più o meno acuminato o rotondeggiante e per la subpicciolatura più o meno marcata (tav. I, fig. 5); talora appaiono ramificate e fornite di due o tre apici, probabilmente in seguito al connascimento di altrettante foglie; alcune di queste foglie si presentano un po' ingrossate, sinuose e ad apice molto allungato.

In alcuni casi poi, l'apice delle foglie ovulari presenta papille simili a quelle dello stimma normale, ciò costituisce il principio della pistillodia degli ovuli che diviene completa con la produzione di altri ovuli, che potrebbero dirsi di secondo ordine, da parte delle foglie ovulari così trasformate. Questi ovuli, ordinariamente piccoli, ma di costituzione normale e portati da corto funicolo, possono nascere dal margine di tale foglia che è venuta ad assumere valore di carpidio ed è munita in tal caso di nervature marginali da cui partono diramazioni che entrano nel funicolo degli ovuli prodotti (tav. I, fig. 6). Il numero degli ovuli portati da ciascuna foglia varia da 1 a 5; in pochi casi gli ovuli si videro nascere, invece che sul margine, sulla superficie della foglia in corrispondenza della nervatura mediana. Talora la produzione di ovuli avviene anche da parte di foglie il cui apice è ingrossato ma non papilloso. Furono anche trovate alcune fogliolìne ovulari ramificate o connate presentanti pistillodia. Solo in due o tre casi (sui 30 trovati) gli ovuli di secondo ordine prodotti erano mal conformati e con funicolo allungato.

Riassumendo, l'anomalia, contrassegnata fin nei suoi gradi più lievi da perdita delle facoltà genetiche, consta principalmente di una fillodia ovulare complicantesi in pistillodia quando il tegumento, metamorfosato in lamina fogliare, assume gli attributi del carpidio producendo ovuli e guarnendo l'apice di papille.

B) Le placente di circa 30 frutti sterili di *Nicotiana rustica* presentavano pure ovuli metamorfosati. In alcuni pochi casi ove l'anomalia era assai spinta, tutta la placenta era coperta e nascosta da corpi di forma singolare; alcuni esili, cilindrici, altri laminari, altri ovoidi, muniti di prolungamenti di varia forma; fitti, serrati gli uni sopra gli altri, verdi se giovani, gialli e bruni se disseccati. Nella maggioranza dei casi però dalla placenta sorgevano poche di queste formazioni e, fra esse, la superficie placentare si mostrava coperta da corpi presentanti ancora, in parte, l'aspetto di ovuli o di semi fra i quali alcuni spiccavano per le loro dimensioni notevoli. Tutti questi semi ed ovuli con dimensioni superiori a quelle che normalmente mostra l'ovulo maturo per

la fecondazione presentano il solo tegumento più o meno bene sviluppato, all'interno sono vuoti e solo eccezionalmente con tracce di endosperma; mostrano dunque evidenti i caratteri della fenospermia (1). Queste produzioni fenospermiche possono mostrare varie alterazioni di conformazione, talvolta assumono una forma quasi trapezoidale e mostrano nella regione del micropilo una specie di becco, ciò che ricorda i semi di certe varietà di *N. tabacum*, inoltre la loro superficie può apparire più o meno infossata.

Ma la modificazione più comune e notevole che prelude alla metamorfosi dell' ovulo è data dall' allungamento del funicolo (tav. I, fig. 8), che può verificarsi in misura variabile da mezzo a 3-5 mm. e più, e che eccezionalmente può essere accompagnata da un enorme ingrossamento basale (tav. I, fig. 9), talora i funicoli allungati connascono e si ramificano. Le cellule epidermiche del tegumento degli ovuli meno alterati, a corto funicolo, raggiungono una differenziazione simile a quella che presentano le corrispondenti cellule negli ovuli normali ad avanzato sviluppo, mostrano cioè le pareti ondulate e inspessite; nelle produzioni a lungo funicolo, esse non mostrano differenze notevoli in confronto alle cellule epidermiche del funicolo stesso. In tutta una serie di casi questi corpi presentano una graduale riduzione della loro porzione terminale corrispondente al corpo dell'ovulo che, come si è detto, risulta rappresentato dal solo tegumento, la riduzione può spingersi fino alla sua completa scomparsa, rimanendo così il solo funicolo che nei varî gradi di questa trasformazione diviene sempre più virescente. Ciò conduce alla formazione di corpi verdi, cilindrici portanti sulla superficie laterale peli glandolari mentre sulla superficie terminale, dotata di una piccola depressione centrale, compaiono molto spesso papille più o meno sviluppate simili a quelle dello stimma (tav. I, fig. 10). Talora, contemporaneamente alla riduzione del corpo dell'ovulo, anche la sommità del funicolo si attenua e ciò può condurre, nei casi estremi, alla formazione di semplici cornetti con apice affilato, talora molto lungo, papilloso o no; spesso in compenso la parte inferiore di questi cornetti, per un tratto più o meno esteso, appare molto ingrossata (tav. I, fig. 11) (2).

(1) Sono perciò simili alla maggioranza di quei semi che talvolta riescono a svilupparsi nei frutti normali di *N. rustica* la cui fecondazione venne impedita: mi riservo di dimostrare altrove che partenocarpia, fenospermia e partenogenosi sono fenomeni comuni in *N. rustica*.

(2) Di questi corpi, simili del resto a quelli dello stramonio, ma la cui derivazione dal funicolo è qui resa evidente dai casi di passaggio, se ne trovarono più di 300.

Ma il più delle volte non può assegnarsi al funicolo la parte maggiore nella trasformazione; così in un caso un breve peduncolo sorgente dalla placenta porta una piccola foglia verdastra a superficie concava a guisa di spata con margini più o meno ravvicinati colorati in giallo bruno, apice assottigliato, rotondo, liscio, peli capitati in alto, lunga peluria in basso. Questo corpo laminare mostra alla base della sua concavità, e più precisamente in corrispondenza della nervatura mediana e quasi in prosecuzione del peduncolo, un'emergenza cilindrico-ovoide che in due altri casi analoghi termina all'apice con una piccola capocchia piriforme, liscia, giallastra (tav. I, fig. 12). Infine in altro caso tanto l'apice della lamina quanto la capocchia apicale dell'emergenza presentano numerose papille. Il modo più naturale d'interpretare questi casi è quello di riconoscere nella parte peduncolare l'equivalente del funicolo, nella lamina il tegumento ovulare colto da un principio di virescenza, nell'emergenza la nocella pur essa inverdita ed esageratamente sviluppata. La papillosità dell'apice della lamina e la formazione d' una capocchia papillosa all' apice della nocella, come pure la papillosità già osservata sulla superficie terminale dei funicoli trasformati sono da ritenersi come incipienti manifestazioni di pistillodia e valgono a dimostrare che questo fenomeno può manifestarsi nelle diverse parti costitutive dell'ovulo. Questi pochi casi fanno passaggio ad altri simili ove prendono parte alla metamorfosi solo il funicolo ed il tegumento, la nocella essendo abortita: in essi è costante la presenza di papille diffuse su una larga superficie lungo tutto il margine superiore del corpo spatiforme, oppure limitate al suo apice che può allungarsi ed anche bipartirsi: è notevole, sotto la parte papillosa, la eventuale presenza di una strozzatura ricordante uno stilo (1).

Il punto di partenza del maggior numero dei casi deve però riconoscersi in un tipo ancora diverso di ovuli modificati. In essi il funicolo allungato porta superiormente un ingrossamento di forma ovulare in cui non è possibile scorgere traccia di distinzione fra tegumento e nocella; questi corpi sono bianco-verdastri o verdi, possono ramificarsi e spesso presentano i peli non glandolari propri delle parti vegetative di *N. rustica*. Si trova poi tutta una serie di casi in cui l'ingrossamento superiore, pur apparendo talora nettamente distinto dal funicolo, perde sempre più

(1) Di queste formazioni se ne trovarono una cinquantina ed alcune raggiunsero gli otto mm. di dimensione.

la forma dell'ovulo; le sue dimensioni aumentano, l'apice si allunga e si incurva (tav. I, fig. 13) oppure tende alla ortotropia; più spesso, via via per varî gradi intermedi l'ingrossamento si diffonde ed il passaggio dalla parte peduncolare a quella ingrossata diviene graduale e insensibile; intanto compare una parte apicale lunga ed attenuata (tav. I, fig. 14). Poi l'estremo di questa appendice apicale si allarga in una superficie stimmiforme papillosa e così si arriva ormai alla forma più comune dei corpi pistillodici (tav. I, fig. 15) che è la seguente: un peduncolo che si allarga in un corpo ovoide un poco schiacciato sulla faccia inferiore guardante la placenta su cui s'inserisce, il quale corpo ovoide torna ad assottigliarsi in uno stilo terminante con una espansione stimmatica, papillosa, piatta, talora bi-trilobata, la cui larghezza può superare quella della parte espansa del corpo. Intorno a questo tipo si riscontrano infinite variazioni consistenti nel diverso sviluppo che assumono le parti (che in complesso possono raggiungere anche i 9 mm. di lunghezza), in diverse ripiegature, nella presenza e diversa profondità di un solco mediano che generalmente compare sul lato inferiore, nella diversa papillosità dello stimma, nella eventuale pubescenza e rugosità di tutto il corpo, ecc. In una trentina di casi molto simili fra loro, verso la metà della parte ovoide del corpo, sulla sua faccia inferiore compare un marcato incavo a teca o scodella più o meno ampio e profondo. V'è poi una serie di casi in cui lo schiacciamento della parte più ampia del corpo è così spinto che tende a conferirgli una forma sempre più laminare; e tanto più questi corpi si scostano dal tipo rotondeggiante, tanto maggiore è la tendenza della loro grossa lamina ad incurvarsi in senso trasversale sì da assumere in certi casi un aspetto simile a quello delle formazioni spatiformi già viste e che furono ritenute corrispondenti al tegumento ovulare; però credo che, data la profonda trasformazione di questi corpi, sarebbe completamente artificioso il voler riconoscere in ciascun caso a qual parte dell'ovulo normale essi corrispondano. Molto spesso, per l'aspetto generale di queste formazioni, specie delle più grosse, per la forma di certi loro avvallamenti o per il marcato solco mediano che simula una sutura dei margini d'una foglia carpellare piegata su se stessa, sembrerebbe esteriormente trattarsi di carpelli cavi a pareti flosce; ma è un aspetto illusorio: non presentano mai cavità interne ed hanno struttura omogenea; constano di un'epidermide a cellule con faccie rettangolari o poligonali proteggente un parenchima amilifero percorso al centro da un solo esile fascio conduttore che in tutte le formazioni assumenti aspetto laminare ed anche

nei corpi ovoidali di forti dimensioni dà luogo a poche, tenui ramificazioni laterali.

La produzione di ovuli da parte di alcuni dei corpi descritti segna l'ultimo grado della pistillodia finora attestata soltanto dall'appendice stiliforme e stimmiforme. La maggior parte dei corpi ovuliferi fu trovata nella categoria delle forme ad ingrossamento ovoidale; gli ovuli di second'ordine nascono in numero assai variabile sulla faccia inferiore dei corpi pistillodici, rivolti verso la placenta del frutto, generalmente sorgono a gruppi in varî punti della parte espansa, di rado verso la porzione superiore, poco sotto al collo stilare, più spesso alla base o sul fianco; oppure si dispongono in serie longitudinali risultanti di 4-5 ovuli ciascuna, spesso collocate lateralmente al solco mediano. In alcuni corpi con incavo a scodella gli ovuli compaiono preferibilmente sul bordo inferiore dell'incavo (tav. I, fig 16); quando il corpo pistillodico tende ad assumere forma laminare gli ovuli nascono di preferenza sul margine della lamina (tav. I, fig. 17). Ricordo a parte tre corpi molto rigonfiati alla loro base, con lungo collo sottile ed espansione stimmatica, simili a quelli che furono visti originarsi per metamorfosi del solo funicolo, i quali portano sulla parte panciuta 1-3 ovuli. Nel corpo pistillodico ovulifero possono scorgersi le diramazioni vascolari che, dipartenendosi dal fascio centrale, arrivano a ciascuno degli ovuli di second'ordine che esso produce.

Questi ovuli, sebbene assai piccoli, si presentano, in massima parte, di costituzione normale; alcuni fra essi, maggiormente accresciuti, assumono i caratteri della fenospermia; ma in via eccezionale possono anche presentare alcune modificazioni simili a quelle già viste negli ovuli di prim'ordine e limitate generalmente all'allungamento ed ingrossamento basale del funicolo; solo in tre casi gli ovuli di second'ordine divennero alla loro volta nettamente pistillodici: il primo caso è dato da uno dei soliti corpi ad ingrossamento ovoide che in mezzo ad alcuni ovuli di poco alterati ne produce uno metamorfosato con numerose papille apicali; il fenomeno è ancora più manifesto nel secondo caso dato da una produzione spatiforme (tav. I, fig. 18), simile a quelle già viste, che porta alla base due produzioni in tutto simili ai più comuni ovuli pistillodici, con apici larghi e papillosi portati da un breve collo assottigliato, più in alto la stessa produzione spatiforme porta un ovulo con funicolo allungato ed ingrossato; nel terzo caso, analogo al precedente, dei due ovuli prodotti, l'uno è a funicolo allungato, l'altro pistillodico. Merita di essere segnalato

a parte il fatto che in questi due ultimi casi gli ovuli di second'ordine inseriti verso il margine della produzione spatiforme, sono innervati dai rami di una nervatura marginale la quale imprime alla formazione che li porta un carattere di foglia carpellare ancora più marcato che non nei casi precedenti (1). Dall'insieme delle osservazioni fatte risulta che in *N. rustica* le trasformazioni degli ovuli, pur presentando caratteri di virescenza, non giunsero mai ad una vera fillodia e furono invece costituite quasi esclusivamente da pistillodia manifestantesi in vario grado e in diverse parti dell'ovulo. Se, collocandosi da un punto di vista puramente morfologico, si considera l'ovulo come una ramificazione del carpello, la pistillodia ovulare appare essere nient'altro che la persistenza dei caratteri del carpello nei rami ch'esso produce; questa persistenza, come si è visto, può spingersi talora fin nei rami di second'ordine.

C) In un'altra specie del genere *Nicotiana*, molto lontana dalla *rustica*, nella *N. sylvestris*, il margine e la pagina superiore di un certo numero di foglie carpellari, prodotte da una ventina di fiori anomali, portavano alcuni organi globoidi, allungati, filamentosi, varî di dimensioni e di aspetto. L'esame di queste produzioni mostra trattarsi anche qui di ovuli dei quali circa una metà sono quasi normali; ma per la conformazione speciale del gineceo, che impedisce la impollinazione, non posso dire se conservino o meno le loro facoltà genetiche. L'altra metà è costituita di ovuli in varî gradi di trasformazione, che presentano qualche somiglianza con quelli già visti in *N. rustica* ma che, in base ai casi di passaggio osservati, ritengo appartenere alla sola categoria di quelli corrispondenti all' intero ovulo metamorfosato. La marcata concrescenza fra tegumento e nocella, che normalmente si verifica in *Nicotiana*, si esagera in questi ovuli in via di trasformazione, in molti la distinzione fra tegumento e nocella rimane limitata alle immediate vicinanze del micropilo, poi anche questo scompare e tegumento e nocella formano un corpo unico, massiccio, omogeneo in cui non si ha più traccia di sacco embrionale. Negli ovuli in via di metamorfosi il funicolo non si allunga mai, a differenza di quel che avviene in *N. rustica*; l'ingrossamento ovulare si fa invece notevole e tende alla ortotropia. Scomparsa definitivamente la distinzione fra tegumento e nocella, l' origine ovulare è però ricordata nella forma esterna dalla distinzione

(1) In complesso furono trovati 493 casi di ovuli pistillodici di cui circa 70 producenti ovuli di secondo ordine.

che rimane tra il funicolo e l'ingrossamento ed internamente dalla posizione del fascio vascolare il quale conserva nel funicolo la sua posizione centrale, nell'ingrossamento la posizione periferica che nei corrispondenti ovuli normali è dovuta alla sua localizzazione nel tegumento. Ma poi, procedendo l'anomalia, questo ricordo si attenua: pur rimanendo sempre un breve peduncolo, l'ingrossamente ovulare si estende assumendo forme cilindroidi, diritte o curve, talora leggermente coniche o clavate. Spesso alla sommità di questo ingrossamento, nella parte che potrebbe ritenersi corrispondente alla regione micropilare, si forma un prolungamento attenuato, conico, una specie di becco. Fin dai primi stadi di queste trasformazioni le cellule epidermiche della parte ingrossata non presentano più le pareti ondulate, ma sono perfettamente simili a quelle del funicolo e proteggono un parenchima amilifero percorso da un unico fascio, il quale oramai ha assunto in ogni parte del corpo una posizione centrale.

Procedendo l'anomalia, si arriva a corpi marcatamente pistillodici. La loro forma più comune è data da una breve parte cilindrica diritta o ondulata, di 1 o 2 mm., che si allarga più o meno bruscamente in un rigonfiamento il quale torna ad attenuarsi un poco per proseguire poi in una parte cilindrica di 3-5 mm. terminante in una capocchia diritta o un po' curvata da un lato, la cui faccia superiore si presenta piatta, munita di numerose papille più lunghe di quelle dello stimma normale. Talvolta il rigonfiamento che si forma immediatamente al disopra della parte peduncolare non è molto notevole e, senza tornare ad attenuarsi, si continua in un lungo tratto cilindrico terminato in capocchia; in altri casi l'apice del corpo pistillodico anzichè foggiarsi a capocchia si appiattisce in una larga spatola papillosa; qualche volta questo allargamento si estende e allora al disopra della parte peduncolare si ha soltanto una larga espansione che può anche assumere foggia incavata, quasi a cucchiaio, con apice più o meno papilloso.

La comparsa degli ovuli su questi corpi segna il culmine della loro pistillodia. Di questi corpi ovuliferi ve n' ha che in nulla differiscono da quelli descritti e l'ovulo o gli ovuli, in numero di 2-4 al massimo, compaiono sulla parte espansa, poco al disopra del peduncolo (tav. I, fig. 25) o più raramente verso la metà della parte cilindrica del corpo pistillodico, spesso accade che il corpo là ove si rigonfia, si ripiega su se stesso ad angolo retto od acuto ed allora gli ovuli compaiono in corrispondenza della ripiegatura. In alcuni corpi ovuliferi, al disotto della ca-

pocchia stimmatica, si ha un restringimento che accenna alla formazione di un collo stilare e talora si presenta anche un solco o una scanalatura lungo un lato di questo collo, la quale prosegue e si approfondisce sulla parte stimmatica formando così una specie di doccia stilare. Ma non sempre la comparsa degli ovuli è accompagnata dalla presenza di papille o di produzioni stimmiformi, essi possono presentarsi in qualunque punto del corpo peduncolato, clavato o fusoide o a cucchiaio, con apice liscio. È da notarsi che generalmente questi ovuli di second' ordine sono inseriti simmetricamente, compaiono cioè a coppie uno a destra e uno a sinistra al medesimo livello; essi presentano dimensioni assai piccole, raramente raggiungono un quarto di millimetro di diametro, la loro costituzione è normale e non presentano in nessun caso la tendenza ad alterazioni analoghe a quelle degli ovuli di prim'ordine come avvenne in *N. rustica*. Le trasformazioni descritte sono accompagnate da inverdimento da cui però sono esenti gli ovuli primari non molto trasformati e tutti gli ovuli secondari (1).

D) Sulla placenta di un frutto immaturo di garofano rosso nasceva un corpo di conformazione e dimensioni ben diverse da quelle degli ovuli circostanti. Esso è costituito da un breve peduncolo verde sorreggente una parte ingrossata ovoide, pure verde, lunga più di 3 mm. portante all' apice una appendice di 4 mm. e mezzo assottigliata, bianca, volta verso il basso; tra la parte ingrossata e l'appendice si nota una leggera strozzatura. Questa appendice presenta lo stesso aspetto di un giovane stilo normale fornito di papille su circa la metà superiore del suo lato interno; al disotto della parte papillosa, in prosecuzione di questa, l'appendice presenta una lieve scanalatura la quale, passando sulla parte ingrossata del corpo anomalo, si allarga e si approfondisce in un incavo navicolare occupante la metà superiore della sua faccia rivolta verso la placenta del frutto (tav. I, fig. 22); sulla superficie di questo incavo sporgono qua e là alcuni abbozzi conici. L'esame della struttura anatomica conferma la natura stilare dell'appendice, mentre, per quel che riguarda il tratto della parte ingrossata comprendente l' incavo, viene a ricordare assai da vicino specialmente nell'epidermide e nella distribuzione dei fasci la struttura di un giovanissimo carpello normale nel punto ove lo stilo fa passaggio all'ovario; infatti (come mo-

(1) Complessivamente gli ovuli più o meno trasformati furono circa 180 e di questi più di 80 pistillodici fra cui 35 producevano ovuli alla loro superficie.

stra la fig. 23 della tav. I, rappresentante una sezione praticata nel luogo indicato dalla linea *a* della fig. 22) questo tratto presenta sulla pagina morfologicamente inferiore una epidermide a cellule radialmente molto allungate, simile a quella delle pareti ovariche normali e sulla pagina superiore incavata una epidermide, costituita di piccole cellule a sezione quadrata, simile a quella della placenta normale; il tessuto fondamentale è percorso da otto fasci vascolari disposti in arco, dei quali il mediano è spostato verso la periferia. Al disotto dell' incavo navicolare la diversità fra le due epidermidi cessa, le loro cellule assumendo ovunque la forma radialmente allungata.

Gli ovuli esistenti sulla medesima placenta portante il descritto corpo carpelliforme sono in maggioranza normali; ma in quelli ad esso circostanti si osserva un notevole allungamento di ambedue i tegumenti che vengono a formare un breve collo nella regione del micropilo, modificazione questa che può essere accompagnata o no da manifesta ortotropia.

Non ho trovato nessun caso di passaggio congiungente questi ovuli appena anomali col corpo carpelliforme, ciò malgrado non esito a riconoscere in quest' ultimo un ovulo pistillodico, tenendo conto della analogia ch' esso presenta con alcuni di quelli scoperti dal Berkley (1) in un garofano carnicino e la cui derivazione risulta evidente. Nel loro complesso, gli ovuli metamorfosati del Berkley presentano il fenomeno in grado più avanzato e con particolarità alquanto diverse; quelli in cui l'anomalia è appena all' inizio mostrano l'ortotropia anche da me segnalata, la quale è dunque un indizio d' incipiente trasformazione.

3. Riepilogando, i caratteri più salienti del fenomeno della pistillodia ovulare, a prescindere dalle particolarità che esso presenta nelle diverse specie, sono dunque i seguenti: perdita delle facoltà genetiche, che generalmente inizia la trasformazione dell'ovulo e si completa nel suo inverdimento più o meno spinto; ipertrofia dell' intero ovulo o delle parti che di esso rimangono, spingentesi talora fino ad un volume anche più di cento volte maggiore del normale; produzione di papille, localizzate talvolta in vere formazioni stimmiformi le quali però, in armonia con i caratteri di virescenza accennati, sono prive delle facoltà di secernere umore viscoso; produzione di ovuli di second'ordine sull'esterno del corpo metamorfizzato.

(1) BERKLEY, loc. cit.

Dal punto di vista della frequenza con cui si presentano i varî gradi della pistillodia è utile osservare che in questa, come in molte altre anomalie, i casi di passaggio sono eccezionali e la maggior frequenza cade su forme o quasi normali o già nettamente trasformate in un determinato senso; e questo fatto è particolarmente evidente per quel che riguarda i residui delle più notevoli caratteristiche della struttura ovulare. Solo esaminando un gran numero di casi si potrà dunque ottenere che i passaggi osservati rimangano il meno possibile discontinui e incompleti.

4. I fenomeni osservati in *Datura stramonium* e in *Nicotiana rustica* mostrano fra loro grande analogia specialmente in riguardo alla costante presenza di varie anomalie accompagnanti le metamorfosi ovulari ed alla distribuzione e condizioni di comparsa delle medesime. In ambedue le specie, le metamorfosi ovulari sono solo un particolare di un quadro teratologico molto più ampio, infatti i fiori anomali portanti ovuli metamorfosati, ordinariamente non sono più di 2-4 per ciascuna pianta e vengono accompagnati da una serie numerosissima di fiori colpiti da anomalie più comuni e sostanzialmente simili nelle due specie.

Tutte queste manifestazioni teratologiche, in *N. rustica* (1), possono dirsi frequenti, almeno nelle condizioni delle mie osservazioni: talora si trovano piante che sin dall'inizio della fioritura, via via per tutta la sua lunga durata, producono fiori più o meno alterati; in tal caso la pianta si distingue assai presto pel suo ritardato sviluppo cui consegue un ritardo notevole di fioritura, pel suo portamento gracile e colore meno verde, tendente al giallastro, per la maggiore abbondanza dei peli e per l'aspetto speciale delle infiorescenze che si svolgono; più spesso avviene che la pianta produce dapprima, nella sua infiorescenza apicale, un certo numero di fiori normali e solo le infiorescenze laterali, che si svolgono successivamente, li presentano anomali. In ogni caso i primi fiori anomali prodotti, anche nelle piante più colpite, presentano solo i caratteri più generali e più lievi dell'anomalia e questa cresce poi gradualmente; le trasformazioni più profonde cominciano soltanto verso l'estremo declinare della fioritura e della stagione, anzi i più notevoli casi osservati furono raccolti

(1) La forma da me esaminata fu l'*Erbasanta* di Cava de' Tirreni (Salerno), riferita da Comes (*Monographie du genre Nicotiana*. Naples, 1890) alla varietà *Brasilia* Schranck, molto sensibile alle cause teratogenetiche.

in pieno inverno e al sopraggiungere di una nuova primavera su piante cui fu prolungata la vita trasportandole in serra e la cui fioritura forzata fu la ininterrotta prosecuzione di quella estivo-autunnale, senza periodo di riposo, e precedette immediatamente la morte della pianta.

In *D. stramonium* le piante produssero durante l'estate fiori e frutti normali; ma all'avvicinarsi dell'autunno si ebbe un accenno d'anomalia nella produzione di frutti piccoli in cui notavasi allungamento ed assottigliamento apicale, tendenza alla riduzione e scomparsa degli aculei, riduzione nello sviluppo del falso setto che appariva soltanto verso la parte più bassa e più ampia del frutto ed infine l'aborto di una gran parte degli ovuli. Poi nell'ottobre, ai primi freddi, fecero improvvisa comparsa numerosi bocci che rimanevano chiusi e che fornivano il maggior numero di anomalie. Nello stramonio fu dunque assai netta la separazione fra il lungo periodo di fioritura normale e il breve anomalo ed anche qui, come in *N. rustica*, la produzione dei più interessanti casi teratologici avvenne poco prima che la piante morissero.

Sulla scorta di queste osservazioni, dapprima accidentali, eseguii nel 1917 e 18 semine tardive di *N. rustica* e nel 1918 di *D. stramonium* disponendo le cose in modo che queste piante annuali venissero a risentire l'influenza del rigido clima autunnale di Perugia quando ancora non avevano esaurito la loro fioritura. L'esito di questi saggi fu interamente favorevole e così in *N. rustica*, per tre anni consecutivi, in ciascuno dei gruppi d'individui coltivati, si potè sempre averne qualcuno colpito più o meno dalla medesima anomalia, e se ne osservarono complessivamente una dozzina; in *D. stramonium* i pochi individui osservati nel 1917 e 18 presentarono tutti gli stessi fenomeni che in tutti assunsero il medesimo andamento.

Risulta quindi evidente l'influenza esercitata dal periodo di vita della pianta sulla comparsa di queste anomalie, senza peraltro voler con ciò identificare questa influenza con le vere cause efficienti della teratogenesi e lasciando anche impregiudicata la questione di qual parte della notata influenza debba ascriversi al fattore ambientale della stagione e qual parte ai fattori interni compendiati nell'invecchiamento della pianta. Giova in proposito ricordare che i fenomeni da me osservati in *Datura* e *Nicotiana* si ravvicinano assai per le caratteristiche or ora segnalate, a quelli osservati da Mottareale in *Capsicum* dove pure le alterazioni ovulari, di cui l'autore dà un rapido cenno, furono parte di una ma-

nifestazione teratologica più ampia la quale parve dipendere « da causa morbosa abiologica e precisamente dalle gelate » (1). È certo che anche nel nostro caso deve escludersi qualsiasi causa parassitaria.

Finalmente è degna di nota, tanto in *N. rustica* che in *D. stramonium*, l'uniformità di fisionomia presentata in anni ed individui diversi dalle manifestazioni teratologiche che assunsero in ciascuna delle due specie una costanza d'andamento e di forme che contrasta col concetto di disordine e di mutevole accidentalità generalmente attribuito ai fenomeni teratologici e fa pensare invece alla latenza di caratteri assai ben determinati i quali, se con opportuni stimoli si potessero evocare più frequentemente, non è escluso che potrebbero presentare una specificità non minore di quella dei caratteri normali.

5. Ciò visto, procediamo ad una descrizione sommaria delle anomalie concomitanti con le metamorfosi ovulari.

A) In *D. stramonium* i caratteristici bocci chiusi presentano, dopo il loro completo sviluppo, dimensioni assai varie, talora maggiori del normale e forma conico-piramidale a base assai slargata; il loro calice chiuso mostra lacinie apicali molto piccole ed accostate fra loro e contiene le altre parti fiorali, talora disseccate o marcescenti, sempre a sviluppo più o meno ridotto e generalmente assai discordante sì da determinare ripiegature, lacerazioni o distacchi in alcune di esse. Una particolare attenzione meritano soltanto i ginecei di questi bocci; la maggior parte di essi presentano i comuni caratteri della virescenza: superficie sprovvista delle normali emergenze destinate a divenire aculei nel frutto, disgiunzione delle foglie carpellari con perdita delle papille stimmatiche, delle nervature marginali, di ogni traccia di placenta e di ovuli e comparsa di fitta pubescenza di cui è sprovvisto soltanto l'apice foggiato a spatola. All'interno di tali foglie carpellari scorgonsi spesso proliferazioni, generalmente di tipo centrale, date da un fiore secondario di rado normale o tetramero, più spesso maggiormente ridotto, che può anche mostrare soppressione d'interi verticilli fino a rimaner rappresentato da un solo di essi e più frequentemente dal calice o dal gineceo il quale ultimo può esser chiuso e placentato oppure a sua volta prolifero. In qualche caso i sepali dei fiori proliferati mostrano un principio di pistillodia dato dalla comparsa di un ingrossa-

(1) Mottareale, loc. cit., p. 4.

mento stimmiforme sul loro apice, fenomeno questo riscontrabile assai frequentemente anche in proliferazioni di altre solanacee; oltre la proliferazione centrale si può osservare ecblastesi carpidica e non di rado le proliferazioni si mostrano di natura frondipara (1).

In certi casi però le foglie carpellari del gineceo primario virescente sono disgiunte appena all'apice o completamente congiunte e racchiudenti una o due sole cavità per mancato ripiegamento dei margini verso l'interno o per mancato sviluppo dei soli falsi setti, può aversi allora cortissimo stilo e, al fondo delle cavità, tracce di placenta su cui si cominciano a presentare i primi accenni delle trasformazioni ovulari; ma i più importanti fenomeni di questo genere si riscontrano in altri bocci diversamente modificati. Esternamente essi mostrano il solito calice chiuso ed internamente, insieme con altre parti abortite o marcite, due grandi e spesse lamine biancastre, parallele, allontanate fra loro, a forma di spatola, alte ordinariamente 9-13 mm. con la massima larghezza verso l'alto di 6-7 mm. (tav. I, fig. 7); oppure invece allungate e assottigliate all'apice, carnose, con una costola mediana rilevata da ambo i lati. Queste lamine sono largamente percorse da numerose nervature che possono distinguersi in gruppi: uno mediano, corrente diritto dalla base all'apice nella costola mediana rilevata della lamina, due marginali abbondantemente ramificati verso il margine superiore, ed infine due intermedi tra il mediano e i marginali, uno per lato, che vanno pur essi a raggiungere, con decorso verticale, il margine superiore lungo il quale proseguono fin verso l'apice; solo il margine superiore e la parte superiore dei margini laterali di queste lamine sono forniti degli ovuli abortiti e trasformati che si sono descritti: talora una delle due lamine mostra sviluppo ridotto, talora anche, esse marciscono presto entro il boccio giovane e munito ancora di calice verde.

Queste lamine non corrispondono alle intere foglie carpellari disgiunte come potrebbe avvenire per una specie di adesmia; il loro rapporto con la struttura normale è ben diverso. Negli ovari e frutti normali di stramonio, le sezioni trasversali procedenti dall'apice alla base mostrano che appena formatasi la suddivisione di ciascuna loggia per opera del falso setto (2), quest'ultimo

(1) Complessivamente di queste virescenze con o senza proliferazioni furono trovati circa 150 casi.

(2) Nello stramonio il falso setto ha una duplice origine: una parte di esso deriva dal setto, un'altra parte nasce dalla parete ovarica sulla linea mediana

porta nel suo mezzo un unico ingrossamento placentare sporgente dalle due parti della loggia suddivisa; più in basso questo ingrossamento si divide in due e le due parti si allontanano l'una dall'altra rimanendo congiunte al falso setto mediante due rami di tessuto che assumono tosto uno sviluppo assai notevole e vengono a costituire col loro insieme una lamina portante al suo margine due grosse espansioni placentari. Questa lamina placentifera, procedendo sempre verso il basso s' incurva e si accosta sempre più alla parete dell'ovario finchè, in ultimo, appare connessa parzialmente con questa. È appunto questa lamina placentifera esistente in ciascuna loggia dell'ovario normale che corrisponde alle lamine spatiformi dei descritti bocci teratologici; l'esame accurato dei residui che, entro il boccio, sovrastano queste due lamine, lascia scoprire, oltre la corolla e gli stami, anche le rimanenti parti di ovario assai piccole e più o meno disseccate o marcescenti. Alcuni pochi casi di passaggio mostrano chiaramente che il fatto avviene per un precoce arresto di sviluppo delle parti dell'ovario ad eccezione appunto delle lamine placentifere le quali, seguitando a crescere, rompono la parete ovarica, sia lateralmente, sia in corrispondenza della sua inserzione sul ricettacolo; successivamente la parete si isola dal setto e dal falso setto e viene portata in alto rimanendo a guisa di cappuccio sull'apice delle lamine placentifere. Il disseccamento del setto e del falso setto, nella maggioranza dei casi libera poi le lamine da ogni aderenza; oppure l'uno o l'altro residuo di queste parti può rimanere vivente, almeno per un certo tempo, a testimoniare l'origine delle lamine in questione. L'arresto di sviluppo delle altre parti avviene assai presto: per esempio, in un caso in cui le lamine misuravano 13 mm. la parete ovarica distaccata ne misurava tre e mezzo appena. La costola mediana rilevata su ambe le faccie delle lamine segna appunto l' inserzione su di esse delle due parti del falso setto che le congiungevano rispettivamente al setto ed alla parete ovariale.

B) In *N. rustica* un carattere assai appariscente dell'anomalia sta nel fatto che la grande maggioranza dei fiori presenta un arresto di sviluppo notevolissimo e generale mentre alcuni altri mostrano una ipertrofia, almeno in alcune parti, molto spinta ed i due gruppi sono congiunti da una serie intermedia in cui una lieve riduzione di certi verticilli è compensata da lieve ipertrofia

di ciascun carpello. Questa duplice origine, poco chiara nel falso setto normale, ove la sua parte parietale si salda all'altra quasi subito, diviene invece chiarissima in alcuni ginecei teratologici da me trovati, ove le due parti assumono enorme sviluppo e si mantengono disgiunte per un tratto notevole.

di alcuni altri. I fiori del primo tipo rimangono allo stato di bocci assai piccoli i cui organi interni restano a nudo perchè i verticilli del perianzio, e segnatamente il calice, hanno generalmente dimensioni ancor più ridotte di quelle dell'androceo e gineceo ed anche quando il calice li supera di poco, le sue lacinie, rimanendo erette e rigide, non compiono ufficio di protezione. Questi bocci presentano caratteri di virescenza, il loro calice è spesso esageratamente zigomorfo, con marcata tendenza alla dialisepalia e con accenno alla subpicciolatura dei sepali, anche la corolla può tendere alla dialipetalia; costantemente e più d'ogni altro organo le antere sono colpite dalla virescenza, specialmente nella loro parte esterna, volta verso la periferia del fiore, che si appiattisce e si prolunga verso l'alto assumendo aspetto laminare, mentre le loggie anteriori non risultano sensibilmente modificate; il gineceo presenta la costituzione ordinaria; ma non è suscettibile d'ulteriore sviluppo e di fecondazione; ciò malgrado non si osserva la cascola che nella maggioranza dei casi consegue normalmente alla mancata fecondazione. Gli innumerevoli fiori presentanti questi caratteri raramente sono disseminati in mezzo a fiori d'altro tipo, più spesso sono riuniti in infiorescenze che ne risultano esclusivamente costituite ed a cui la presenza di centinaia di questi bocci aperti, atrofici, serrati gli uni contro gli altri, conferisce un aspetto assai caratteristico.

Ma le anomalie più profonde ed interessanti si trovano tra i fiori caratterizzati esteriormente dallo sviluppo eccessivo del calice i cui sepali assumendo aspetto fogliare superano talvolta i tre cm., gli stami di questi fiori mostrano antere contabescenti, con polline inetto; il gineceo, indipendentemente da ogni impulso di fecondazione, può presentare tutti i gradi di sviluppo fino ad assumere in rari casi dimensioni notevolmente superiori a quelle d'un frutto maturo normale; peli glandolari o no compaiono diffusi su tutta la sua superficie o limitati alla sua sommità, lo stilo si raccorcia notevolmente fino a ridursi di 2-3 mm. od anche scomparire del tutto e allora lo stimma sessile presenta contorni e fenditura irregolari, aspetto membranaceo, perde la papillosità e la proprietà di secernere umore viscoso, stilo e stimma, normalmente caduchi, divengono persistenti e accrescenti; l'ovario può conservare forma simile a quella normale ed apparire turgido per lo sviluppo notevole assunto dalle placente; più spesso è allungato, a pareti grinzose.

Nei frutti normali i margini delle foglie carpellari, ripiegati all'interno, sono completamente saldati, anzi, sull'esterno del giovane ovario, la linea di sutura è segnata da una piccola costola

rilevata; qui invece, poco sotto lo stilo, comincia a manifestarsi un solco più o meno profondo dovuto al fatto che la saldatura comincia soltanto verso l'interno, talvolta anche alla profondità di 2 mm. e più. Nella placenta i margini fogliari che la costituiscono mostrano pure una tendenza alla disgiunzione che si manifesta però secondo un piano perpendicolare al piano di sutura delle foglie carpellari, ossia fra i due margini d'uno stesso carpello e non fra i margini corrispondenti dei due carpelli opposti. Questo fatto è specialmente visibile verso la regione apicale della placenta che spesso appare completamente divisa in due parti da una scissura mediana longitudinale; procedendo verso il basso queste due parti si uniscono per un tratto mediano che si fa sempre più esteso finchè, alla base, la tendenza alla disgiunzione rimane attestata soltanto da un solco poco profondo. Le superfici cui dà luogo la disgiunzione placentare non portano ovuli (1), talora questi sono scarsi anche verso l'apice della superficie placentare ordinaria e mancano completamente sulla faccia che guarda il piano di sutura delle foglie carpellari; in complesso però ciascun frutto porta un numero di ovuli poco minore del normale (6-700) e sono appunto questi ovuli che subiscono le alterazioni descritte: quelli più profondamente metamorfosati di rado sono distribuiti uniformemente su tutta la placenta, più spesso sono localizzati sui margini laterali di questa, verso il suo apice e s' insinuano nell' interstizio esistente fra la placenta e la faccia di sutura delle foglie carpellari.

Oltre a ciò, questi frutti vengono caratterizzati dal fatto che nel loro interno si sviluppa un corpo cilindrico il quale spinge più o meno verso l'alto la massa placentare e determina un rientramento della superficie basale di questa: esso può raggiungere anche i 7 mm. e mezzo d'altezza; ma più frequentemente ha dimensioni minori e può anche rimaner nascosto dai margini inferiori della placenta; è verde-giallastro, peloso, talora con qualche solco longitudinale appena accennato (Tav. I, fig. 19). A prima impressione questo fatto potrebbe ritenersi dovuto all'esagerato sviluppo di quella formazione a disco che nel normale si nota sotto la placenta in diretta connessione con questa e che appartiene alle foglie carpellari; l'esame delle sezioni mostra invece che il corpo cilindrico in parola risulta dal prolungamento dell'asse fio-

(1) Le fenditure apicali longitudinali della placenta non sono esclusive dei frutti virescenti. In *Erbasanta* ho trovato un caso simile in un frutto prodotto da un fiore per tutto il resto normale dato da pianta normale: qui però le superfici della fenditura erano fittamente ovulate.

rale nell' interno del frutto. A questo asse endocarpico arrivano i margini delle foglie carpellari e concrescono con esso secondo due linee longitudinali decorrenti per tutta la sua lunghezza; superiormente i suoi rapporti con la placenta, per quel che riguarda il decorso dei fasci, sono stabiliti da un passaggio assai simile a quello che si verifica fra la placenta e il ricettacolo d'un fiore normale.

Un fatto assai importante consiste in ciò che la parte inferiore dell'asse endocarpico è nascosta sovente da alcuni corpi i quali nascono fra esso e i carpelli, quasi tutti all'ascella di questi, e sono molto simili a quei tipici corpi pistillodici nascenti sulla placenta e provenienti dalla metamorfosi degli ovuli. Alcuni di essi sono lisci, della forma d'un limone, in altri l'apice s'allunga in una produzione stilare spesso ripiegata; la parte espansa anche qui può produrre sulla sua superficie un numero variabile di ovuli di cui alcuni possono presentare allungamenti ed ingrossamenti del funicolo, analogamente a quel che s' è visto negli ovuli di primo e second'ordine di provenienza placentare (Tav. I, fig. 21). Uno di questi corpi presentò uno stimma con un solco mediano ricordante la fenditura degli stimmi normali; ma si tratta di una semplice apparenza poichè anche il corpo in parola è privo di cavità interne e percorso da un sol fascio centrale. Infine merita accenno speciale un corpo complesso munito di parecchi colli allungati, a terminazioni appiattite, papillose, che risulta evidentemente dal connascimento di circa 25 dei precedenti carpelloidi; il concrescimento è intimo e completo nella parte basale e espansa di esso, diminuisce verso la parte corrispondente agli stili ed agli stimmi che tendono a liberarsi. Questo corpo complesso è percorso da tanti fasci per quanti sono i carpelloidi originari che contribuirono alla sua formazione e la cui sovrapposizione, anche in senso trasversale, risulta in qualche punto chiarissima.

Il valore da attribuirsi a questi corpi è chiaramente indicato dall' inserzione nettamente ascellare della maggior parte di essi: si tratta di produzioni originatesi per proliferazioni endocarpiche e più propriamente per ecblastesi carpidica; la loro quasi completa somiglianza con i corpi prodottisi per metamorfosi ovulare è un fatto interessante che fa completo riscontro con quello osservato da Mottareale e da Harris in *Capsicum*; ma mentre in questa specie, come osserva l'Harris, la forma del frutto ingenera confusione fra i carpelloidi di diversa origine ed impedisce di nettamente distinguerli; qui in *Nicotiana* questo inconveniente non avviene poichè l'asse che si sviluppa nell' interno del frutto, por-

tando in alto la placenta, s' incarica di stabilire una separazione netta fra le due regioni carpellifere. Non tutti i carpelloidi basali sorgono però all'ascella delle foglie carpellari del frutto che li contiene; alcuni invece s' inseriscono manifestamente alla base della foglia carpellare stessa, si potrebbe pensare di attribuire anche ad essi il valore di prodotti della ecblastesi supponendo che la loro inserzione si fosse un poco spostata lungo la lamina del carpello; ma sembrami invece più naturale di rimanere a ciò che scaturisce dalla semplice constatazione del fatto e di considerare questi corpi come ramificazioni basali della foglia carpellare. Ciò permette di stabilire fra essi e i corpi provenienti dalla trasformazione degli ovuli un rapporto assai stretto: accordando infatti all'ovulo il valore di una ramificazione del carpello, risulta chiara l'omologia fra i prodotti della trasformazione di queste ramificazioni normali marginali con quelle che possono sorgere in via abnorme da punti ove ordinariamente il carpello non si ramifica.

Infine occorre menzionare alcuni pochi frutti in cui i margini delle foglie carpellari, congiunte od apicalmente disgiunte, non si raggiungono al centro; nell'unica cavità che ne risulta possono scorgersi residui placentari oppure proliferazioni date generalmente da piccoli rami ascellari ai carpelli muniti di brattee e di fiori. Va segnalato a parte uno di tali frutti sul fondo della cui cavità si erge un corpo centrale costituito di una specie di peduncolo e di una parte ovoidale; alla sua base sono due corpi simili, ma più piccoli. Questi tre corpi all' interno sono cavi e somigliano molto, specialmente il centrale, a grossi ovuli la cui nocella sia abortita, la cui apertura micropilare sia allargata ed i suoi margini abbiano assunto un aspetto lobato a grossi labbri leggermente papillosi (Tav. I, fig. 20). Potrebbe forse pensarsi che questi corpi corrispondano effettivamente ad ovuli i quali si sieno emancipati dai carpelli venendo a nascere nel mezzo del talamo. Un simile fatto non sarebbe nuovo nella teratologia vegetale (1) ed allora le alterazioni di questi ovuli sarebbero anche esse indirizzate verso un principio di pistillodia. Ma mi sembra più naturale di considerare il fatto come una produzione indipendente dal carpello, come una proliferazione centrale o diafisi producente foglie o lobi fogliari a differenziazione indecisa fra l'ovulo e il carpello. Noi avremmo dunque in *N. rustica* la formazione di una serie di pistilli endocarpici di origine diversa, ma molto simili tra loro; si sarebbero verificati tutti tre i fenomeni che

(1) PENZIG, loc. cit., pp. 181-182.

Harris indica come cause della loro comparsa e cioè: metamorfosi ovulare, diafisi ed ecblastesi carpidica, a cui sembra di doverne aggiungere un quarto costituito dalla produzione avventizia di ramificazioni carpellari.

C) Diversamente da quel che s'è visto in *D. stramonium* e in *N. rustica*, le anomalie di *N. sylvestris* furono conseguenza di una brusca e profonda variazione strettamente individuale. Fin dal principio dell'estate, in mezzo ad un numeroso gruppo d'individui (provenienti tutti da un'unica pianta madre autofecondata) se ne notò uno di non grandi dimensioni che, a differenza delle piante sorelle completamente normali, produsse solo pochi fiori i quali presentavano tutti le identiche anomalie con una costanza veramente eccezionale per un fenomeno teratologico.

Questi fiori hanno calice, corolla e stami normali, ma il gineceo, che viene ad esser portato da un esile carpoforo di 2-3 mm., presenta un notevole raccorciamento e sulla metà superiore dell'ovario, straordinariamente gracile, presenta d'ambo i lati una disgiunzione delle foglie carpellari che si propaga su tutta la parte stilare fino allo stimma che viene diviso in due porzioni le quali soltanto parzialmente restano adese fra loro.

L'ampia scissura del gineceo lascia scorgere all' interno due altri carpelli disgiunti, perfettamente alterni coi primi (Tav. I, fig. 24), cui fanno seguito, sempre con successione alterna, altre coppie di foglie carpellari di dimensioni gradatamente decrescenti e tutte portate da carpofori sempre più piccoli. Si ha dunque in sostanza una proliferazione data da un moderato allungamento dell'asse fiorale e dalla produzione da parte sua di una serie di verticilli carpellari dimeri alterni che si susseguono sino all'esaurimento della sua potenza vegetativa. Negli apici stimmatici, pur conservandosi la papillosità, è andata perduta la facoltà di secernere umore viscoso; le piccole foglie carpellari più interne sono libere da ogni adesione e la loro sommità è avvolta a pastorale.

Nella parte corrispondente all'ovario in tutte queste foglie carpellari non si ha formazione di nessuna placenta; ma gli ovuli, presentanti le caratteristiche viste, sorgono invece in piccolo numero sulla pagina interna e sul margine delle foglie carpellari e sono quindi a contatto dell'ambiente esterno attraverso le scissure del gineceo (Tav. I, fig. cit.). Generalmente il numero degli ovuli prodotti e l' intensità della loro trasformazione diminuiscono procedendo verso i verticilli più interni, le foglie carpellari più piccole possono anche esserne prive, in ciascuna foglia carpellare gli ovuli più profondamente trasformati sorgono generalmente

verso il margine. L'anomalia ora descritta è insomma una virescenza limitata al gineceo e dunque, a prescindere dai caratteri singolari che questa virescenza assume negli ovuli, potrebbe farsi rientrare nel gruppo delle oolisi.

Nel caso del *D. caryophyllus* esaminai più di 400 frutti della medesima pianta che produsse l'ovulo pistillodico precedentemente descritto (pag. 11) e di piante circonvicine con esito completamente negativo. Perciò credo che la comparsa della pistillodia non possa in tal caso riferirsi a speciali condizioni d'ambiente e neppure ad una profonda variazione individuale; ma a cause che probabilmente agirono in modo del tutto localizzato.

6. Si va dunque da casi come quelli di *N. rustica* e *Datura* ove la pistillodia degli ovuli è quantitativamente parte minima del quadro teratologico, al caso di *N. sylvestris* ove è costante compagna di altre poche anomalie, a quello di *Dianthus* in cui appare quasi isolata; contemporaneamente simile diversità e simile graduatoria si può stabilire per quel che riguarda la frequenza dell'anomalia così come apparve entro il limite delle mie osservazioni. Malgrado queste diversità è però facile stabilire in generale una base comune pel complesso di questi fenomeni la quale in special modo colleghi la pistillodia ovulare con le altre anomalie che abbiamo visto accompagnarla, e questa base comune consiste nella tendenza alla persistenza delle caratteristiche vegetative in alcune parti fiorali. La varietà dei fatti osservabili in quest'ordine di cose dipende soltanto dalla diversità degli organi in cui il fenomeno si manifesta e dalla intensità maggiore o minore che esso assume. Rientra in ciò evidentemente l' inverdimento degli stami, la perdita della facoltà di secernere umore viscoso da parte degli stimmi, la tendenza alla disgiunzione delle foglie carpellari, l'anormale pubescenza di alcuni organi e tutto il complesso di alterazioni che sogliono designarsi col nome di virescenze e di cui si videro nei nostri casi varie manifestazioni. Per quanto la proliferazione sia un fatto diverso dalla virescenza, appare però ad essa connessa. Infatti la proprietà del germoglio fiorale di produrre gemme all'ascella degli antofilli inverditi indica l'estensione su questo germoglio di un altro carattere proprio delle regioni vegetative della pianta; e tale è anche il prolungamento del talamo e la produzione da parte di esso di una serie maggiore e talvolta indefinita di verticilli. Se in un punto ove dovrebbe svolgersi un fiore la pianta producesse invece un germoglio frondifero con una gemma foglifera terminale, ciò in-

dicherebbe che in quel punto è venuta meno ogni tendenza genetica; ma se invece si produce in quel punto un fiore prolifero le cui produzioni centrali e ascellari portino verticilli fiorali, quand'anche questi verticilli sieno inetti alle funzioni genetiche noi dovremo riconoscere nelle vestigia morfologiche della loro struttura fiorale il documento di un residuo di attitudini genetiche, e nella comparsa di una serie di verticilli così fatti dovremo riconoscere una serie di tentativi falliti che la pianta ha fatto per riprodursi, pur tenendo lontano da questo concetto qualunque intendimento finalistico. In altri termini si potrebbe parlare di un allontanamento delle manifestazioni proprie della fase riproduttiva.

È facile ora estendere questo concetto anche alle metamorfosi ovulari: la pistillodia di un ovulo sta alla fillodia di un ovulo così come la parziale virescenza di un fiore sta alla sua completa sostituzione con un germoglio frondifero. È certo che la sostituzione di un ovulo con una piccola foglia segna la scomparsa completa da questo organo di ogni attitudine genetica; ma nessun dubbio del pari che la presenza su questa foglia di papille, di un processo stimmiforme, ecc., non indichi un residuo, un vestigio di facoltà genetiche che non sono scomparse del tutto, ma che non hanno avuto la forza di promuovere una ulteriore differenziazione del nuovo organo nato dal carpello il quale anzichè foggiarsi ad ovulo è rimasto anche esso carpello. Ne consegue che la pistillodia dell'ovulo è un passo di quel processo regressivo che conduce alla fillodia e di ciò noi abbiamo avuto un tipico esempio in *Datura stramonium*, ove fillodia e pistillodia ci si sono presentate insieme e connesse fra loro e con la struttura normale da vari gradi di passaggio. Anche quando si giunge alla formazione di ovuli di second'ordine ciò avviene con l'intermediario di una ramificazione soprannumeraria che essenzialmente non differisce dal carpello che la produce ed anche questa differita differenziazione contribuisce alla formazione sul carpello primario di numerosi carpelli secondari simili ad esso così come in un fiore prolifero si può avere formazione di numerosi altri fiori. Talvolta i fiori proliferati proliferano a lor volta e così pure abbiamo visto anche i carpelli di second'ordine produrre eccezionalmente rami a loro simili, ossia carpelli di terzo ordine. In ogni caso ciò è l'effetto della tendenza a diminuire o differire il differenziamento degli organi in senso genetico ed è questo il substrato comune di tutti i fenomeni in parola. Le ragioni fisiologiche che predispongono la pianta all'atto riproduttivo e ne preparano le relative differenziazioni morfologiche essendo così poco note, non mi permetto di arrischiare

ipotesi intorno alle cause del fatto indicato e tanto meno mi riesce possibile di spiegare perchè in qualche caso esso si manifesti in modo così ampio e complesso come in *Nicotiana*, in altri casi si localizzi così strettamente come in *Dianthus* e perchè certe manifestazioni del fenomeno siano così comuni come per es. le proliferazioni e certe altre sieno così rare come appunto la pistillodia degli ovuli. Giova ricordare che anche nei casi del *Capsicum* e di *Carica* descritti dai citati autori si trovano fatti che comprovano il nostro punto di vista; invero in *Capsicum* Mottareale trova frequenti fiori cloranti ed in *Carica* i frutti contenenti ovuli pistillodici presentano spesso proliferazione centrale che attesta la persistente attività vegetativa dell'asse. Tuttavia dobbiamo accennare al caso di *Begonia* segnalato dal Vuillemin e nel quale l'autore riconosce un fenomeno di natura progressiva. Ivi infatti gli attributi carpellari si manifestano su pezzi derivanti da una metamorfosi ovulare diretta nel senso della petalodia e si ha sulla placenta la comparsa di petali e di petali ovuliferi. Questi ultimi rappresentano organi i quali non hanno perduto del tutto le loro attitudini genetiche per convertirle in quelle vessillari. Siccome il Vuillemin considera giustamente la petalodia di un ovulo come un fenomeno progressivo, questi petali ovuliferi nascenti sulla placenta costituiscono un passo di tale progresso. Ma è facile vedere che questo genere di pistillodia non ha nulla a che fare col nostro e resta un caso specialissimo, per quanto mi consta, isolato, infatti, in tutti gli altri casi noti, la metamorfosi che apporta all'ovulo requisiti carpellari è diretta nel senso della comparsa di caratteri filogeneticamente primitivi e questi casi soltanto mi sembra che meritino veramente il nome di pistillodia.

7. — RIASSUMENDO:

I — In *Datura stramonium* il complesso delle manifestazioni teratologiche risulta di **virescenze**, **proliferazioni centrali** e **ascellari frondipare** e **floripare**, e di **metamorfosi ovulari** date principalmente da **pistillodia** e **fillodia** degli ovuli sorgenti su lamine placentifere isolatesi dal resto del gineceo. Gli ovuli pistillodici possono portare **ovuli di second'ordine** e la facoltà di produrli sembra risiedere nella loro parte laminare corrispondente al tegumento ovulare.

II — In *Nicotiana rustica* l'anomalia risulta di una **virescenza** maggiormente spinta nell'androceo e nel gineceo; di **proliferazioni** che possono portare anche alla **formazione di carpelli**

endocarpici nascenti principalmente per **eeblastesi**, cui potrebbe aggiungersi la **produzione avventizia dall' interno delle pareti ovariche**; della formazione di un **asse endocarpico** ed infine di **metamorfosi ovulari** consistenti in varie manifestazioni di **pistillodia** con formazione di ovuli di second'ordine la cui ulteriore pistillodia conduce alla formazione di **carpelli di terz'ordine.**

III — In *Nicotiana sylvestris* l'anomalia risulta principalmente di una **proliferazione centrale di verticilli carpellari** portanti sul margine e sulla pagina superiore **ovuli pistillodici** eventualmente producenti ovuli di secondo ordine.

IV — In *Dianthus caryophyllus* l'anomalia, strettamente localizzata, è data dalla comparsa di un **ovulo pistillodico** circondato da **ovuli ortotropi.**

V — Le anomalie in *Nicotiana sylvestris* comparvero per **variazione brusca** strettamente individuale senza alcun manifesto rapporto con le condizioni esterne; mentre in *Datura stramonium* e *Nicotiana rustica* apparvero verosimilmente influenzate dalle sfavorevoli condizioni di vita dovute alla **inoltrata stagione**, ed in rapporto con lo **stato di vecchiaia** della pianta.

VI — A prescindere dai singoli particolari, tutte queste manifestazioni teratologiche appaiono collegate da una base comune consistente in una tendenza alla **diminuzione delle attitudini genetiche** a vantaggio delle attitudini vegetative, ciò che morfologicamente si concreta nel **diminuito o differito differenziamento delle parti fiorali** e, per quel che riguarda più specialmente la pistillodia degli ovuli, nella **persistenza del carattere carpellare nelle ramificazioni del carpello** la cui ulteriore differenziazione normale dovrebbe invece segnare la comparsa dell'ovulo.

Perugia, Marzo 1919.

SPIEGAZIONE DELLE FIGURE (Tav. I) (1).

DATURA STRAMONIUM (fig. 1-7).

Fig. *1-3.* Funicoli metamorfosati.
» *4.* Formazione ascidiforme proveniente da metamorfosi ovulare.
» *5-6.* Foglia e foglia ovulifera provenienti da metamorfosi ovulare.
» 7. Gineceo anomalo con ovuli metamorfosati.

(1) Le figure sono dieci volte maggiori del vero ad eccezione della 7ª (ingr. due volte), della 19ª (ingr. una volta e mezzo), della 22ª (ingr. otto volte), della 23ª (ingr. 25 volte) e della 24ª (ingr. tre volte).



R. Savelli dis. Eliot. Calzone

NICOTIANA RUSTICA (fig. 8-21).

Fig. *8-9.* Formazioni fenospermiche con funicolo ipertrofico.
» *10-11.* Funicoli metamorfosati.
» *12.* Ovulo metamorfosato di tipo spatiforme.
» *13-14.* Ovuli metamorfosati non mostranti la separazione fra tegumento e nocella.
» *15.* Forma più comune degli ovuli pistillodici.
» *16.* Ovulo pistillodico con incavo e con ovulo di secondo ordine.
» *17.* Ovulo pistillodico laminare con ovuli di secondo ordine marginali.
» *18.* Formazione spatiforme proveniente da metamorfosi ovulare con ovuli di secondo ordine pistillodici.
» *19.* Un frutto anomalo con parete parzialmente asportata per mostrarne l'interno.
» *20.* Formazione intermedia tra ovulo e carpello originatasi per diafisi in gineceo virescente.
» *21.* Sommità d'una formazione carpelliforme originatasi per ecblastesi carpidica.

DIANTHUS CARYOPHYLLUS (fig. 22-23).

Fig. *22.* Ovulo pistillodico.
» *23.* Sezione attraverso l'ovulo pistillodico lungo la linea *a* della figura precedente.

NICOTIANA SYLVESTRIS (fig. 24-25).

Fig. *24.* Parte inferiore d'un gineceo anomalo portante ovuli metamorfosati.
» *25.* Un ovulo pistillodico con ovulo di secondo ordine.

Sui tubercoli radicali di Datisca cannabina

di G. Severini

(Tav. II, III).

Gli studi di Bottomley e di Spratt intorno ai tubercoli radicali di varie piante non leguminose (*Alnus*, *Elaeagnus*, *Myrica*, *Podocarpus*, Cycadacee, ecc.), hanno recentemente dimostrato con molta attendibilità che in tutti i casi si tratta di un vero e proprio mutualismo trofico fra uno stesso schizomicete e piante ospiti appartenenti a famiglie fra di loro anche molto lontane. Il microrganismo si presenterebbe con le stesse caratteristiche del *B. radicicola*, per cui gli A. sono stati indotti ad ammettere una completa analogia tra la funzione biologica dei tubercoli radicali delle piante non leguminose da essi studiate e quella ben nota e classica delle tuberosità radicali delle Leguminose.

Svariate ipotesi sono state emesse fino da tempi abbastanza remoti intorno a queste singolari formazioni radicali, specialmente nell'*Alnus* e nelle Eleagnacee, ma già da molto tempo Nobbe e Hiltner erano arrivati a conclusioni presso a poco simili a quelle recentemente emesse da Bottomley e da Spratt. Infatti Nobbe e Hiltner, pur mostrandosi incerti sulla origine dei tubercoli di *Alnus* e di *Elaeagnus*, intravidero in essi un nuovo caso di microsimbiosi mutualistica, dimostrando sperimentalmente l'importanza di questi tubercoli come organi fissatori dell'azoto libero dell'atmosfera.

Antecedentemente ai lavori testè ricordati di Bottomley e di Spratt, mi ero dedicato allo studio dei tubercoli radicali di un'altra pianta non leguminosa, la *Datisca cannabina*: e dal complesso delle osservazioni da me raccolte, che soltanto ora mi è reso possibile di poter pubblicare, risultano anche in questo caso, finora controverso, conclusioni molto simili a quelle di Bottomley e di Spratt. Dei tubercoli di *Datisca cannabina* primo ad occuparsi fu il Trotter che invero li interpretò, per la struttura e l'origine

loro, come formazioni paragonabili a quelle esistenti nelle radici di Leguminose.

Successivamente Montemartini isolò da essi un bacillo che ritenne la causa della loro formazione. Però, tanto il bacillo quanto la struttura dei tubercoli si presentavano con caratteri, che per l'A. erano molto diversi da quelli delle Leguminose. Tale divergenza dette luogo ad una replica di Trotter il quale, pur riaffermando quanto al bacillo l'opinione già espressa, ammise che l'istogenesi e il diverso grado di sviluppo dei tubercoli esaminati potevano aver determinata una doppia interpretazione da parte degli osservatori.

In principio delle mie ricerche mi servii, come materiale di studio, di tubercoli prelevati da piante che da vari anni erano coltivate nel giardino botanico di questo R. Istituto agrario: in seguito, essendo riuscito ad allevare numerose piantine da seme, ebbi a disposizione una grande quantità di materiale, data la straordinaria facilità con la quale si sviluppano i tubercoli radicali anche in condizioni ordinarie.

Conformazione esterna dei tubercoli.

I tubercoli, che sono sempre situati su radici laterali prevalentemente superficiali, quando hanno raggiunto un certo sviluppo, somigliano, per il loro aspetto esteriore, a quelli dell'Alno e delle Eleagnacee, diversificano invece notevolmente da quelli delle Leguminose.

Sebbene non molto frequenti lungo il decorso delle radici, possono tuttavia raggiungere molto spesso considerevoli dimensioni, fino a raggiungere, come frequentemente ho osservato, il diametro di oltre cinque centimetri. Un tubercolo bene sviluppato si presenta a guisa di una massa a grappolo denso e compatto, sferoidale, risultante da un folto intreccio di rami cilindroidei un poco appiattiti, ripetutamente ramificati secondo una apparente dicotomia; ad estremità arrotondate (fig. 1).

Lavando accuratamente un tubercolo in modo da allontanare le particelle terrose, si vedono sulla superficie delle branche numerose e sottili radicelle, semplici o ramificate, talvolta quasi rudimentali, ed appena visibili ad occhio nudo, fragilissime, tanto più sottili quanto maggiormente sono vicine alle porzioni distali delle branche. La loro fuoriuscita dalle branche stesse avviene con un certo ordine e regolarità, e precisamente in corrispondenza

della linea ascellare di ogni biforcazione. Esse sono facilmente caduche e, avvenuta la loro disarticolazione, lasciano una cicatrice circolare un po' rilevata che si può vedere benissimo con l'aiuto di una lente.

È interessante di seguire la evoluzione morfologica di un tubercolo. Nelle primissime fasi di sviluppo, che hanno in genere un decorso assai rapido, il tubercolo ci si presenta sul fianco di una giovanissima radice laterale, come un piccolo noduletto vescicoloso, bianchissimo e quasi trasparente. Ben presto il noduletto diviene allungato, ovoidale, in modo da presentare due apici, in corrispondenza od in prossimità dei quali fuoriescono due delicatissime radicelle, che si allungano per un certo tratto in forma di appendici filamentose alle due estremità del tubercolo (fig. 6). L'accrescimento del tubercolo prosegue secondo queste due direzioni, cosicchè dal nodulo primario derivano due branche cilindroidee divergenti, lievemente depresse sul lato dorsale che è rivolto verso la radice, di circa due millimetri di spessore, e tre o quattro millimetri di lunghezza, terminanti bruscamente nella sottile appendice radiciforme. Osservando questo stadio di sviluppo del tubercolo, si può pensare a due radici laterali le quali siansi ipertrofizzate dalla base fino ad un certo tratto della loro lunghezza: vedremo fra breve come ciò avviene, indubbiamente confermato dallo studio anatomico. Le due branche non tardano a biforcarsi ciascuna in due branche secondarie divergenti, alla cui ascella rimane situata l'appendice radiciforme primitivamente terminale. Le due branche secondarie, alla loro volta formate di una porzione inferiore ipertrofica e di una apicale radiciforme, raggiunto uno sviluppo presso a poco uguale a quelle primarie, si ramificano in due branche terziarie, e così via di seguito. In un solo anno, se le condizioni sono favorevoli, si possono formare due o tre ordini di ramificazioni. La conformazione del tubercolo non è però sempre così tipica e regolare, ma può presentare delle deviazioni e complicarsi in modo diverso. Una delle più frequenti variazioni si ha quando sulla radice si formano a brevissima distanza fra loro due o più noduli primari e, in conseguenza al loro sviluppo, due o più ordini di branche, che vengono a far parte di uno stesso tubercolo, il quale allora, può, in breve spazio di tempo, raggiungere dimensioni considerevolissime. Meno frequente è il caso di noduli primari che si dividano in tre branche raggiate, le quali danno luogo costantemente alla formazione di branche triforcate.

Nei tubercoli adulti le branche, che si intersecano e si comprimono scambievolmente, possono presentare delle irregolarità

di accrescimento e di sviluppo in rapporto con lo spazio che hanno disponibile, per cui riesce allora poco agevole il comprenderne la conformazione.

Seguendo invece l'evolversi del tubercolo fino dalle prime fasi del suo sviluppo si riesce a comprendere che esso avviene costantemente secondo un processo di falsa dicotomia. I tubercoli, che da giovani hanno un colorito giallastro, col crescere dell'età divengono bruni in seguito a formazione di periderma, tranne gli apici delle branche, che conservano un colorito biancastro. L'accrescimento e l'attività dei tubercoli può prolungarsi anche per parecchi anni: poi avviene il loro graduale svotamento che procede dalle branche più vecchie verso le ultime formate.

Struttura anatomica dei tubercoli.

Secondo Trotter la struttura dei tubercoli sarebbe molto diversa da quella delle radici normali, sulle quali trovansi inseriti. Al centro del tubercolo si riscontrerebbe un esteso parenchima a cellule ripiene di bacilli molto simili al *B. radicicola*. Intorno a questo parenchima ospite starebbero disposti i fasci, poi, ancora più all'esterno, il tessuto corticale.

Montemartini invece trova che la struttura dei tubercoli è molto simile a quella delle radici, con la diversità che, nei primi, il parenchima corticale è fortemente ipertrofizzato, e formato da grosse cellule che ospiterebbero un bacillo a caratteri molto lontani da quelli del *B. radicicola*.

Le osservazioni da me praticate in un grandissimo numero di tubercoli hanno dimostrato che una branca tubercolare adulta in sezione trasversale presenta costantemente le seguenti parti:

1° Un piccolo cilindro centrale a tre, eccezionalmente quattro, raggi vascolari, con endodermide ben distinta, del tutto uguale al cilindro centrale della radice normale.

2° Un cilindro corticale molto sviluppato, costituito solo in piccola parte da parenchima normale, e principalmente da un tessuto parenchimatico ipertrofico il quale però non si estende uniformemente tutto all'ingiro, ma si estende soltanto su circa due terzi della circonferenza del cilindro corticale. Questa zona ipertrofica risalta benissimo anche in sezioni sul fresco, e senza alcuna speciale colorazione: essa ha la forma caratteristica di un rene fortemente incurvato, o di un ferro di cavallo, ed è formata da una densa riunione di cellule parenchimatiche, ipertrofiche, lieve-

mente poligonali, a contenuto bruno-giallastro, granuloso, rifrangente, fortemente vacuolizzato al centro, specialmente nelle branche più vecchie. Nello spazio compreso fra le due estremità del tessuto ipertrofico si osserva del parenchima perfettamente normale, formato da circa dieci strati successivi di cellule. E così pure poche file di cellule parenchimatiche normali, tangenzialmente schiacciate, vengono a trovarsi, sia all'esterno della zona ipertrofica, sia all'indentro, cioè verso la incavatura dove trovasi situato il cilindro centrale. Data questa particolare disposizione della porzione ipertrofica del cilindro corticale, entro le cui cellule, come vedremo fra breve, vive e prospera uno speciale microrganismo, il cilindro corticale stesso acquista una marcata simmetria bilaterale (fig. 3). Questo tipo di struttura è del tutto propria dei tubercoli di *Datisca*, non essendosi mai riscontrati accenni di dorsoventralità nei tubercoli delle leguminose, nè in quelli dell'*Alnus*, *Elaeagnus* o di altre piante non appartenenti alle Leguminose.

Come si determini una struttura così singolare si comprende seguendo, fino dalle sue prime fasi, lo sviluppo istogenetico di un tubercolo. Un piccolo nodulo primario è formato quasi per intero da un tessuto parenchimatico ipertrofico, che trovasi in diretta continuazione col parenchima corticale della radice su cui trovasi inserito. Le cellule del nodulo ed in parte anche quelle più prossime del cilindro corticale della radice, ospitano già, nei primissimi stadi del suo sviluppo, un microrganismo che si può mettere in evidenza mediante speciali provvedimenti tecnici. Alla periferia il parenchima del nodulo prende i caratteri di meristema, che permette un accrescimento abbastanza rapido ed uniforme del nodulo stesso. Questo è rivestito dapprima da una epidermide, in diretta continuazione coll'epiblema della radice, cosparsa di numerosi peli ipertrofici e variamente contorti. In seguito però al progressivo aumento di volume del nodulo, l'epidermide viene sostituita da un periderma, prodotto da un fellogeno che si continua con quello della radice.

Procedendo nell'esame di stadi successivi al precedente, si può osservare in qual modo si determini la formazione delle branche. Intorno al nodulo primario ed in intima connessione con esso si originano, di fronte ai raggi vascolari della radice, che trovansi rivolti verso la zona occupata dal tessuto ipertrofico, due o tre radicelle laterali, a seconda che la radice stessa è triarca o tetrarca. Il microrganismo che trovasi nella massa parenchimatica del nodulo, ed in parte anche nel cilindro corticale della radice, si propaga con rapidità alle giovani cellule corticali più prossime delle

radicelle laterali. In questo modo si viene a formare, sul lato del cilindro corticale che è rivolto verso il nodulo primario, un nucleo iniziale di cellule ospiti ipertrofiche. Intanto, le cellule corticali più superficiali, forse in seguito allo stimolo prodotto dal microrganismo cominciano a segmentarsi tangenzialmente e radialmente, formando una zona di meristema secondario che si estende intorno alla parte di parenchima invasa dal microrganismo e si ricongiunge al meristema periferico del nodulo primario.

Le giovani cellule parenchimatiche prodotte da questo meristema vengono invase dal parassita ed assumono rapidamente i caratteri di cellule ipertrofiche. L'attività del meristema si propaga gradatamente verso l'alto, e si formano così le due prime branche del tubercolo. L'apice di ciascuna radicella continua rapidamente il suo accrescimento svolgendosi in forma filamentosa, in continuazione della parte ipertrofica retrostante. Quando le due branche hanno raggiunto un certo sviluppo, nel punto di passaggio fra la porzione ipertrofica e quella non ancora ipertrofizzata della branca, si originano dal cilindro centrale due o tre radici laterali, le quali, dirigendosi obliquamente verso l'alto, passano al disopra del tessuto ipertrofico, mantenendosi però in diretto contatto con esso, per cui anche qui l'infezione si trasmette rapidamente dalle cellule ipertrofiche della branca primaria ad una parte delle cellule delle giovani radicelle, che formeranno le branche di secondo ordine.

Da queste si originano nello stesso modo le branche di terzo ordine, e così di seguito lo stesso processo si ripete in modo identico nelle successive ramificazioni. Se una branca terminale viene sezionata longitudinalmente, in modo che il taglio passi per l'unico piano di simmetria della parte ipertrofica, distinguiamo, partendo dall'alto, innanzi tutto l'apice vegetativo, con un tratto più o meno lungo di radice a struttura perfettamente normale. A questa segue immediatamente la parte trasformata in branca, in cui si nota la grande diversità fra le due porzioni longitudinali del cilindro corticale, così che mentre da un lato il cilindro corticale non offre sensibili modificazioni di struttura, l'altro lato si presenta invece notevolmente modificato, così da potervi distinguere, a partire dall'endodermide:

I. una stretta zona di parenchima normale;

II. il parenchima ipertrofico che si estende dalla base all'apice della branca, dove si trova specialmente localizzato il meristema, che si estende un poco anche verso il basso, all'esterno del parenchima ipertrofico;

III. Pochi strati di cellule parenchimatiche normali, interposte fra il parenchima ospite ed il periderma; molto spesso però avviene che questi strati non vi siano, ed allora il tessuto ospite si trova a contatto col periderma. Spesso allo stesso piano delle radici laterali trasformate in branche, si sviluppa sul fianco opposto un'altra radicella, la quale passa attraverso un breve segmento normale di cilindro corticale, compreso fra i due bordi laterali di parenchima ipertrofico. Questa radicella che non viene in nessun punto a contatto con cellule ospiti, conserva una struttura normale in tutte le sue parti.

Nelle branche, anche a completo sviluppo, persiste a lungo una struttura primaria. Soltanto nei tubercoli di qualche anno di età si osserva una certa attività secondaria nelle branche più vecchie. Il cambio funziona come nella radice normale e si limita a produrre pochi elementi, specialmente di tipo xilematico, rappresentati da cellule parenchimatiche legnose e da grossi vasi rigati.

Dall'esame anatomico viene indubbiamente dimostrato che i tubercoli radicali della *Datisca* sono formati da un complesso di radici laterali parzialmente ipertrofizzate alla base, e ripetutamente ramificate per falsa dicotomia e tricotomia.

Caratteri del microrganismo entro le cellule ospiti.

Per lo studio citologico delle tuberosità mi sono servito di materiale in parte fresco, in parte fissato ed anche incluso in paraffina, sezionato a mano o al microtomo. Ottimi fissatori si dimostrarono specialmente il formolo, l'acido cromo-acetico, il liquido di Flemming. Nelle cellule parenchimatiche di un nodulo primario si distingue innanzi tutto, bene evidente, un nucleo ipertrofico rotondeggiante od un poco allungato, situato di solito al centro della cellula: le colorazioni con ematossilina mettono in evidenza anche uno o due nucleoli. Il citoplasma è jalino, trasparente, incoloro ed apparentemente omogeneo, ma a forte ingrandimento vi si intravede, anche in sezioni fatte sul fresco e non colorate, una specie di intreccio filamentoso, un reticolo, leggermente rifrangente, che diviene sempre più evidente, procedendo dalle cellule vicine al meristema periferico del nodulo, verso la parte midollare del nodulo stesso.

Questa delicatissima struttura si può vedere meglio, ricorrendo a speciali colorazioni. Un metodo, che dà quasi sempre buoni risultati, è il seguente. Le sezioni fatte al microtomo su mate-

riale opportunamente fissato con miscuglio cromo-acetico, si colorano con carbolfuchsina calda per 1-2 minuti, poi si passano in acqua acidulata con acido acetico (0.5 : 100) per circa 3-5 minuti, fino cioè a giusta decolorazione, poi si montano in glicerina diluita o semplicemente in acqua. Nel citoplasma restano colorati, non molto intensamente, dei filamenti di aspetto mucoso, in parte liberi, in parte intrecciati e saldati fra di loro, specialmente attorno al nucleo, dove formano una specie di gomitolo avvolgente, dal quale si dipartono dei filamenti che vanno ad addossarsi alla parete cellulare. Entro questi filamenti risaltano, perchè fortemente colorati in rosso, dei corpuscoli a forma di brevissimi bastoncelli, numerosi specialmente nel gomitolo centrale. Colorando col bleu alcalino di Löffler, col violetto di genziana anilinico, col metilvioletto di Ehrlich-Weigert ecc. la sostanza fondamentale si colora debolmente, mentre invece i corpuscoli, che si dimostrano come veri e propri bacteri, restano intensamente colorati. Anche coll'amyl-gram di Kisskalt, reazione data da Harrison e Barlow come specifica per il *B. radicicola*, reagiscono positivamente, come hanno asserito anche Bottomley e Spratt per il bacillo dei tubercoli dell'*Alnus*, *Elaeagnus*, *Myrica* e delle Podocarpacee.

Nelle sezioni colorate ed anche semplicemente chiarificate con una debole soluzione di idrato di cloralio, si vedono distintamente dei filamenti attraversare le pareti cellulari e passare da cellula a cellula. Si possono a questo proposito ottenere dei preparati molto dimostrativi colorando le sezioni, previamente trattate con acqua di Javelle, con ematossilina ferrica di Heidenhain, e montandole in glicerina. Si può quindi fin da ora affermare che le cellule parenchimatiche dei noduli primari ospitano un microrganismo, rappresentato da un bacterio in forma di zooglee filamentose. Mediante filamenti d'infezione, che passano attraverso le pareti cellulari, il microrganismo può diffondersi da una cellula all'altra (fig. 4).

Le giovani cellule provenienti dal meristema periferico vengono prontamente invase da filamenti che si dirigono attorno al nucleo. Le cellule più giovani superficiali contengono infatti pochi filamenti, mentre invece nelle cellule profonde del nodulo, ed anche in quelle sottostanti al cilindro corticale della radice, si riscontrano zooglee sempre più sviluppate, formanti un denso ammasso mucoso centrale dal quale irradiano dei filamenti verso la parete.

Per seguire l'ulteriore sviluppo del microrganismo entro le cellule ospiti del nodulo, furono fatte delle sezioni in serie attraverso branche di diverso ordine. Se si parte dall'apice di una

branca terminale, si riscontra innanzi tutto che le cellule del parenchima ipertrofico situate immediatamente al disotto della zona meristemale contengono filamenti zoogleici dello stesso aspetto di quelli sopra descritti nelle cellule del nodulo primario, cioè formano une breve porzione di parenchima ipertrofico che si distingue anche per essere del tutto incoloro e trasparente. Procedendo verso il basso, si nota la scomparsa del nucleo della cellula ospite, spesso accompagnata da fenomeni di frammentazione. Contemporaneamente la zooglea si ritrae alquanto verso la parete, per cui al centro della cellula restauna cavità piuttosto ampia, attraversata da scarsi filamenti (fig. 5). Le zooglee poi, sviluppandosi maggiormente, divengono dense ed acquistano un colore giallo-bruno, per cui tutto il parenchima ipertrofico, ad eccezione della parte terminale sopra descritta che è ialina, si presenta colorato in bruno ed opaco. Ciascuna delle zooglee endocellulari può distinguersi in una parte più compatta, formata da serie di grossi filamenti rifrangenti, paralleli e saldati fra loro, disposti radialmente attorno alla cavità centrale, ed in una parte periferica, costituita da filamenti sottili, non rifrangenti, intrecciantisi in un largo reticolo fra la porzione a grossi filamenti e la parete della cellula ospite. Con questo reticolo periferico stanno in connessione i filamenti d'infezione che continuano a persistere anche nel parenchima adulto. Specialmente lungo i filamenti radiali si mettono in evidenza, con opportune colorazioni, numerosi bacteri, che possono anche disarticolarsi all'apice dei filamenti stessi, come lo dimostra il fatto, che entro la cavità centrale si riscontrano forme libere, spesso in grande numero. La zooglea conserva questa disposizione in tutte le cellule nel parenchima ospite adulto.

Se si passa ad esaminare il parenchima in branche più vecchie, si nota la diminuzione o la scomparsa completa di forme bacteriche tipiche, contemporaneamente alla formazione di copiosi corpi sferoidali o grossolanamente ramosi, inclusi nei filamenti zoogleici od in parte liberi nello spazio centrale. Questi corpi si distinguono per un forte potere rifrangente, si colorano intensamente colla carbolfucsina di Ziehl; con lo iodio si tingono in bruno intenso, e si comportano, di fronte ai reagenti, come sostanza di natura proteica. Nelle branche più vecchie di tubercoli che abbiano qualche anno di età, le cellule ospiti cambiano completamente di aspetto. Le zooglee sono profondamente alterate e convertite in uno o più grumi brunastri, aderenti alla parete, nei quali più non si distingue l'aspetto filamentoso. Sono completamente assenti i bacteri, scarsissimi i corpi rifrangenti, che appaiono poco rifrangenti e come svuotati.

In complesso noi possiamo distinguere nel parenchima ospite, procedendo dal meristema apicale, fino alle parti più vecchie di un nodulo maturo, le seguenti zone che corrispondono ad altrettanti periodi di sviluppo del microrganismo:

I. Zona d'infezione — È data dalle cellule parenchimatiche più giovani, provenienti dal meristema apicale. La zooglea ha aspetto nettamente filamentoso, tende a disporsi attorno al nucleo, e si diffonde nelle cellule di nuova formazione, mediante filamenti d'infezione. Forme bacteriche piuttosto scarse lungo i filamenti.

II. Zona di moltiplicazione bacterica. — Comprende una parte notevole del parenchima ipertrofico delle giovani branche, ed è formata da cellule adulte, contenenti zooglee a completo sviluppo, distinte in uno strato periferico reticolare, ed in uno strato interno filamentoso raggiato, disposto attorno ad una cavità centrale. Bacteri numerosi, in attiva segmentazione, in parte immersi nella sostanza fondamentale della zooglea, in parte liberi nella lacuna centrale.

III. Zona di formazione dei corpuscoli rifrangenti. — È data dal parenchima ipertrofico delle branche adulte. Le zooglee sono povere di bacteri tipici, ma contengono invece abbondanti forme sferoidali, ramose, fortemente rifrangenti.

IV. Zona di degenerazione e di riassorbimento delle zooglee. — È presente nei tubercoli già molto sviluppati ed occupa il parenchima ipertrofico delle branche più vecchie. Le zooglee sono trasformate in ammassi bruni, gommosi, entro i quali si vedono ancora i residui di corpi sferoidali.

Materiali di riserva contenuti nei tubercoli.

Entro le branche si trovano depositati materiali di riserva, rappresentati da amido ed olio, in quantità variabili a seconda dell'età della branca e della stagione. L'amido è contenuto in tutte le cellule del parenchima corticale normale, in special modo di quei strati del parenchima stesso che trovansi a contatto col tessuto bacterifero. L'accumulo è massimo, durante l'inverno, nelle branche di recente formazione. Nei tubercoli raccolti in estate si nota, specialmente sul parenchima di riserva, che trovasi a contatto delle zone d'infezione e di moltiplicazione bacterica, dove appunto lo sviluppo e l'accrescimento delle zooglee avviene a spese dei materiali di riserva accumulati durante il periodo di riposo, una forte diminuzione di amido, e talvolta anche il completo svuotamento delle cellule.

L'olio è contenuto, in forma di minutissime goccioline, nelle cellule bacterifere, ma in maggior quantità nel parenchima normale, insieme all'amido. Ne sono specialmente ricchi gli strati di cellule parenchimatiche, situati fra l'endodermide e la faccia interna concava del parenchima ipertrofico. Abbondanti contenuti oleosi si riscontrano anche nelle vecchie branche, in corrispondenza della zona di degenerazione.

Isolamento del microrganismo.

I procedimenti tecnici da me adoperati nelle prove d'isolamento sono gli stessi che si seguono per ottenere le colture pure del bacillo delle leguminose: trovo quindi superfluo il darne qui particolareggiata descrizione.

Per la disinfezione esterna dei noduli mi servii di sublimato corrosivo al 2 per mille, ed anche di perossido d'idrogeno diluito nella proporzione del 5-10 per cento. Dei diversi substrati esperimentati, il più conveniente si è dimostrato sempre la gelatina a base di infuso di radici e tubercoli di *Datisca*, con od anche senza aggiunta di glucosio. Però servono pure egregiamente gli infusi di semi o di piante leguminose gelatinizzati. È necessario addizionare al substrato una quantità sufficiente di soluzione di carbonato sodico, fino cioè a reazione debolmente alcalina: condizione questa indispensabile per ottenere lo sviluppo del microrganismo tubercoligeno. Il materiale batterifero, ottenuto spappolando dei tubercoli, possibilmente molto giovani, in poca acqua sterilizzata, si porta su piastre di gelatina solidificata, distribuendo l'emulsione con spatola di vetro. Alla temperatura di 18°-20°, dopo un periodo d'incubazione che va da sette a dieci giorni, si avverte al microscopio l'inizio della formazione delle colonie. Dopo poco tempo divengono visibili ad occhio nudo, come minutissimi puntini rifrangenti.

Spesso nuove colonie dell'identico aspetto continuano a formarsi anche dopo quindici giorni dalla semina. In generale l'accrescimento delle colonie, anche nei substrati più convenienti, è molto lento. A completo sviluppo misurano pochi millimetri di diametro, sono rotondeggianti, opache, rilevate sulla superficie del substrato, a contorno regolare, leggermente giallognole, hanno consistenza mucosa, sono filanti quando vengono toccate coll'ago di platino. Seguendo lo sviluppo del microrganismo al

microscopio, sopratutto facendo preparati per impressione, ho potuto accertare i seguenti fatti:

I. Le colonie di prima formazione sono quelle che provengono da forme bacillari tipiche, portate con i frammenti di zooglee sulla superficie del substrato. La massa fondamentale perde il suo aspetto filamentoso reticolare, ed anche la sua debole colorabilità, mentre i bacilli cominciano a segmentarsi attivamente.

II. Le colonie che si formano tardivamente si sviluppano invece dai corpi sferoidali rifrangenti che, in quantità variabile, a seconda dell'età dei tubercoli adoperati, trovansi disseminati sul substrato. Dopo la semina il contenuto di questi corpi diviene sempre meno rifrangente, perde in certi punti la colorabilità, specialmente con la carbolfuchsina, mentre in altri punti, di solito alla periferia, la colorazione si fissa anche più intensamente. Si verifica in sostanza un fenomeno di *vacuolizzazione* analogo a quello dei bacteroidi delle leguminose. Dopo aver subito questi cambiamenti, da ciascun corpo rifrangente, e precisamente dai punti che mantengono la capacità di colorarsi, proviene un piccolo aggregato di bacilli, che cominciano a segmentarsi, iniziando la formazione di una colonia.

III. Tanto le prime colonie, quanto quelle di formazione tardiva, hanno, a completo sviluppo e sotto ogni riguardo, il medesimo aspetto.

Caratteri e proprietà del microrganismo in coltura pura.

Dallo studio delle colture pure di questo microrganismo che, come vedremo, si è dimostrato come il vero e solo tubercoligeno, ho potuto desumere i seguenti caratteri che permettono di darne una descrizione, se non completa, abbastanza particolareggiata. Per l'esame microscopico è sempre meglio valersi di colture giovani in agar a base dei soliti infusi come è sopra indicato.

Si tratta di un bacillo a cellule brevissime, diritte, isolate, spesso anche riunite a due a due, oppure, però raramente, in brevi file di 4-6 elementi.

Nei preparati colorati misura $0.5 \times 1.5 — 2\,\mu$.

In goccia pendente mostra una certa mobilità, variabile a seconda dell'età della coltura e del substrato.

È colorabile intensamente con tutti i consueti colori basici di anilina. Nelle colture in substrati solidi, e più specialmente in quelle gelatinizzate, contemporaneamente al bacillo si produce una

sostanza mucosa, densa, che avvolge le cellule del bacillo e che diviene sempre più abbondante. Questa sostanza ha una certa affinità per alcuni liquidi coloranti, come, per esempio, il violetto di genziana anilico, il bleu di Löffler, la carbolfucsina, e nei preparati assume un aspetto di reticolo oppure di fasci di filamenti variamente intrecciati, in cui si scorgono le cellule del bacillo molto più intensamente colorate.

La colorazione delle ciglia, in causa della rapida formazione di questa sostanza mucosa che tiene impigliate le cellule, offre grandi difficoltà anche nel caso di colture giovanissime. Tuttavia, dopo molti tentativi, sono riuscito ed ottenere qualche buon preparato attenendomi al metodo di De Rossi. Si osservano in prevalenza bacilli con un solo ciglio situato in uno dei poli; però sono pure presenti rare forme aventi due ciglia sempre in corrispondenza di un polo (fig. 8). Le ciglia sono leggermente increspate, e spesso alquanto ingrossate all'apice: misurano in media una lunghezza che va da da 5 ad 8 μ.

Di fronte al metodo di Gram il bacillo si comporta negativamente; reagisce invece positivamente coll'amyl-gram di Kisskalt. Non fluidifica la gelatina, non coagula il latte, non produce spore. È aerobio però facoltativo, e per quanto riguarda la temperatura l'*optimum* per il suo sviluppo sta fra 25°-27°.

Nelle colture a striscio, sia in gelatina, sia in agar, si ha in principio uno sviluppo lungo i due terzi inferiori della linea di innesto in forma di materia giallastra, viscosa, lucente, che poi si deposita in gran parte al fondo del tubo in coltura. Nelle colture per infissione si sviluppa scarsamente lungo il canalicolo d' infissione, mentre invece, alla superficie del substrato, forma un grossa colonia rilevata a contorno regolare. L'aspetto delle colture in substrato solido subisce qualche cambiamento dopo circa un mese dall' innesto: il colore da giallastro diviene giallo-bruno, la consistenza perde la sua viscosità per divenire quasi cerula. L'esame microscopico rileva allora la presenza di corpi rigonfiati, rifrangenti, irregolarmente sferoidali od ovoidali, od anche ramosi, con dimensioni massime anche di 5 μ, perfettamente simili a quelli che si osservano nel tessuto bacterifero dei tubercoli, ed il cui numero va aumentando coll'età della coltura (fig. 9). La sostanza rifrangente che forma questi corpi si colora facilmente in giallo-bruno con iodio, e dà la reazione della xantoproteina. Nelle colture di tre o quattro mesi tali corpi si presentano più o meno fortemente vacuolizzati: la sostanza rifrangente resta allora localizzata soltanto in determinati punti. In questo stadio, colorando i preparati con car-

bolfucsina, si vedono le piccole masse rifrangenti intensamente colorate, mentre tutto il resto del corpo rigonfiato assume una colorazione appena percettibile. Le forme vacuolizzate si comportano positivamente di fronte ad alcune delle reazioni per la volutina di Meyer.

Colle reazioni I (bleu di metilene + $S\,O_4\,H_2$ 1 per cento) e III (carbolfuchsina + $S\,O_4\,H_2$ 1 per cento) restano colorate delle piccole sferette situate in punti diversi del corpo rigonfiato, di preferenza alla periferia o all'estremità delle ramificazioni. Se i corpi rifrangenti vengono riportati in substrati solidi, subiscono dapprima, quando ancora non siano vacuolizzati, un processo di vacuolizzazione, poi si scindono in un certo numero di bacilli i quali formano colonie in tutto uguali a quelle provenienti dalla forma tipica di bacillo. Ciò dimostra che tali corpi rigonfiati non sono prodotti inerti dell'attività del bacillo, e nemmeno forme degenerative, ma devono essere considerati come uno stadio evolutivo del bacillo stesso.

Per quanto riguarda la reazione del substrato, il bacillo, come abbiamo già detto, esige terreni a reazione debolmente alcalina. Si può tuttavia sviluppare, sebbene scarsamente, anche in terreni aventi una lieve acidità. Se invece la reazione è neutra non si sviluppa affatto, e per lo più subisce delle curiose modificazioni morfologiche.

Così, per esempio, coltivando il bacillo in acqua peptonizzata neutra, si nota dopo un po' di tempo che le cellule, invece di segmentarsi, assumono delle forme bizzarre, per lo più variamente ramificate, spesso fatte a guisa di Y, che ricordano assai da vicino talune forme di bacteroidi del *B. radicicola.*

Furono anche eseguite colture in substrati liquidi, specialmente con lo scopo di determinare il comportamento del microrganismo di fronte a diverse sostanze. Si esperimentarono soluzioni di composizione e concentrazione varia: ma il microrganismo mostra in generale una certa difficoltà a svilupparsi nei mezzi liquidi. La soluzione di Uschinsky si è dimostrata come una delle più adatte. In questa, come negli altri liquidi nei quali si riesce a coltivare il microrganismo, dopo alcuni giorni dalla semina si osserva un intorbidamento più o meno forte del liquido: l'esame microscopico mostra la presenza di numerosi bacilli mobilissimi.

Successivamente al fondo del recipiente si forma un sedimento in forma di pellicole delicatissime, o di piccoli grumi biancastri che divengono sempre più voluminosi ed appariscenti. Il sedimento è formato da bacilli riuniti in zooglee da una sostanza fondamen-

tale di aspetto filamentoso (fig. 10). L'alcalinità dei liquidi di coltura tende ad aumentare collo svilupparsi del microrganismo, per cui sembra che questo sia capace di produrre secrezioni alcaline in quantità sufficiente a far variare la reazione del substrato.

Una fonte di azoto è sempre indispensabile perchè il microrganismo si possa sviluppare. Il fosfato di ammonio nella quantità di gr. 0.05-0.07 per cento ha dato sempre i migliori risultati. In presenza di nitrati (gr. 1-1.5 per cento), si ha invece un leggero intorbidamento ed una scarsa produzione di zooglee. Degli alimenti carboidrati il più adatto si è dimostrato il maltosio, nella proporzione di gr. 0.750 — 1 per cento: vengono poi il glucosio, il saccarosio, il lattosio. Il maltosio provoca la formazione di corpi vescicolari, che poi si scindono in bacilli.

Esperimenti sul potere tubercoligeno del bacillo e sul modo d'infezione.

L'azione specifica del bacillo isolato venne esperimentata su giovani piantine allevate in vasi con sabbia o terra, precedentemente sterilizzati a più riprese col calore. I semi, dopo disinfezione con sublimato al 2 per mille, e ripetuti lavaggi con acqua sterile, furono posti a germinare il 17 febbraio 1916. Intanto vennero approntate delle colture pure del bacillo nel seguente liquido: maltosio gr. 0,750, fosfato ammonico gr. 0,05, fosfato di potassio monob. 0,5, solfato di magnesio 0,02, cloruro di calcio gr. 0,52, acqua distillata gr. 100, portato a giusta alcalinità con $Na\ OH$. Dopo un mese, quando le piantine avevano già emesse le prime paia di foglie, fu eseguita in alcuni vasi una prima irrorazione del terreno col liquido di coltura, lasciandone altri come testimoni. A questa seguirono altre due inoculazioni a distanza di 15 giorni l'una dall'altra. Il 28 di giugno vennero scalzate con cura le piante, per esaminarne le radici. In tutte le piante dei vasi inoculati venne constatato sulle radici laterali più superficiali la presenza di piccoli tubercoli, alcuni in forma di noduletti iniziali, altri con le prime branche in formazione (fig. 2). D'altra parte si riscontrò assenza assoluta di tubercoli nelle piante dei vasi non inoculati. Entro i tubercoli ottenuti artificialmente, che avevano lo stesso aspetto e la stessa struttura di quelli formatisi in condizioni naturali, venne accertata la presenza del microrganismo nelle fasi iniziali di sviluppo già descritte.

Nell'intento di stabilire la via seguìta dall'infezione, furono fatte esperienze, procedendo nel seguente modo: alcune piantine che si erano poste a germinare in camere umide di vetro sterilizzate, vennero fatte pescare con le loro radici in culture liquide del bacillo, nel momento del suo più attivo sviluppo, mantenendo il tutto in termostato a 27°. Dopo sei ore di immersione, tolte alcune piantine dal liquido per osservarne al microscopio le piccole radici, apparivano evidentissimi intorno ai peli radicali densi aggruppamenti di bacilli, vivacemente mobili, i quali nel preparato stesso, continuavano ad essere attratti verso i peli da uno stimolo molto verosimilmente chemotropico (fig. 11, 12 e 13). Lavando accuratamente le radici nell'acqua, si potevano scorgere numerosi bacilli penetrati già nelle cellule pilifere, mentre altri sembravano come infissi sulla parete. In questo modo facilitando l'osservazione anche mediante colorazioni con carbolfucsina diluita, si potè per alcuni giorni seguire il processo d'infezione. Dopo la loro penetrazione i bacilli si rigonfiavano alquanto, prendendo la forma di corpi vescicolari, che si tingono fortemente in rosso con la carbolfucsina. Da queste piccole masse, forse in seguito a processi analoghi a quelli osservati per la segmentazione dei corpi rigonfiati, si sviluppano poi delle zooglee cariche di bacilli, le quali occupano gradatamente tutto il lume del pelo. I peli, dopo l'infezione, si incurvano, si deformano e presentano dei rigonfiamenti. Non è stato possibile, specialmente per le difficoltà incontrate ad allevare piante di *Datisca* in coltura acquosa, di sorprendere stadi ulteriori di penetrazione del microrganismo. Ma è dato pensare che l'infezione si propaghi dai peli delle cellule corticali della radice, mediante filamenti prodotti dalle zooglee, i quali attraverserebbero le pareti cellulari, come abbiamo visto avvenire nel tessuto parenchimatico.

Esperienze sul potere fissatore di azoto atmosferico.

Furono fatte esperienze *in vitro* coltivando il microrganismo in un substrato della seguente composizione: agar gr. 1, glucosio 1, infuso di *Datisca* (200 gr. radici fresche + 1000 acqua comune) cc. 1000. Il substrato venne ripartito in quattro beute, della capacità di un litro, nella quantità di 300 cc. ognuna, sottoponendole a sterilizzazione in autoclave. Il 6 agosto 1916 si introdussero entro ciascun recipiente 5 cc. di cultura liquida del bacillo e subito dopo due di essi vennero portati a 100° in stufa Koch per

mezz'ora. Poi tutte e quattro le colture si lasciarono soggiornare in termostato a 27°. Nelle due beute non sottoposte a sterilizzazione dopo l' innesto, si ebbe abbondante sviluppo di una patina mucosa giallastra, diffusa su tutta la superficie del substrato. Il 16 di settembre fu tolta una parte di queste insieme ad uno dei controlli, ed ambedue portate in stufa Koch fino a completa fusione del substrato. Dopo aver rimescolato a lungo, si prelevarono da ciascun recipiente diversi saggi di 50 cc. di substrato, nei quali si determinò l'azoto col metodo di Kjeldahl. Il 12 ottobre si tolsero gli altri due recipienti, procedendo nello stesso modo al prelevamento dei saggi ed alle determinazioni di azoto. Nella seguente tabella si riportano le medie dei quantitativi ottenuti, riferiti a 100 gr. di substrato solidificato.

DATA	N nelle culture	N nei controlli	Guadagni di N
15 settembre	mg. 9.400	mg. 7.100	mg. 2.300
12 ottobre	» 10.690	» 7.100	» 3.590

Questi risultati dimostrano che vi fu nelle colture un sensibile e graduale aumento di azoto, e che il guadagno ottenuto deve essere indubbiamente attribuito alla capacità del microrganismo di fissare anche in coltura pura l'azoto atmosferico.

Che del resto il microrganismo arrechi vantaggi alla pianta con la quale vive in simbiosi, lo provano in modo non dubbio le esperienze appositamente istituite per mettere in confronto, a parità di tutte le altre condizioni, culture di piante prive di tubercoli, e di piante fornite di tubercoli, con e senza azoto nel terreno. Le prove, che ebbero inizio il 20 marzo 1916, comprendono le seguenti serie:

I serie. - Piante allevate in otto vasi con sabbia quarzosa sterilizzata. Di questi, quattro vennero inoculati il 4 aprile con colture pure del bacillo.

II serie. - Piante allevate in otto vasi con sabbia marina decalcificata e sterilizzata. Quattro inoculati come sopra.

III serie. - Piante allevate in quattro vasi con terra argillosa mescolata a sabbia, previamente sterilizzata. Due inoculati come sopra.

Tutti i vasi in principio vennero annaffiati alternativamente con acqua distillata e con determinate quantità della seguente soluzione nutritizia: $Ca\ (NO_3)_2$ gr. 1, KNO_3 gr. 0.25, $Mg\ SO_4 + 7\ H_2\ O$ gr. 0,125, $KH_2\ P\ O_4$ gr. 0,125, KCl gr. 0,0625, $Fe\ Cl_3$ tracce, $H_2\ O$ dist. cc. 1000.

Un certo tempo dopo l' inoculazione nei vasi infettati si somministrò invece la seguente soluzione: $K\ H_2\ P\ O_4$ gr. 0,125 $M\ g\ S\ O_4 + 7\ H_2\ O$ gr. 0,125, $K\ H\ C\ O_3$ gr. 0,200, $K\ Cl$ gr. 0,0625, $Ca\ Cl_2$ gr. 0,650, $Fe\ Cl_3$ tracce, $H_2\ O$ distillata cc. 1000.

Già fino dall'agosto si cominciò ad osservare una certa superiorità di sviluppo nelle piante dei vasi inoculati in confronto con quelle dei vasi di controllo, le quali, pur non presentando sintomi manifesti di intristimento, dimostravano però una certa deficienza, specialmente nella grossezza ed altezza del fusto e nello sviluppo delle foglie. Tali differenze sono divenute sempre più marcate, e mostrano di accentuarsi ancora col progredire della esperienza. Le fotografie annesse al lavoro, eseguite alla fine di settembre, ne danno una chiara dimostrazione (fig. 14, 15 e 16).

Da alcune esplorazioni eseguite, si è potuta riscontrare la presenza di tubercoli, ancora molto piccoli, soltanto nelle piante dei vasi inoculati.

Raffronti fra il caso della Datisca e quelli di altre piante non leguminose.

I risultati ottenuti dalle mie ricerche permettono di stabilire un confronto con gli altri casi, fino ad ora osservati, di tubercoli radicali in piante non leguminose ed anche con le leguminose stesse. Da tale confronto emergono principalmente i seguenti fatti:

I. Come i tubercoli degli *Alnus*, *Elaeagnus*, *Myrica*, *Podocarpus*, ecc. anche quelli di *Datisca cannabina* sono formazioni provenienti da radici laterali che si sono modificate in seguito all'intervento di un microrganismo.

II. I tubercoli di *Datisca* differiscono invece da quelli delle altre piante non leguminose, quando si ponga a confronto la conformazione esterna, ed ancor più la struttura. Se da un lato qualche lontana analogia si può trovare dal punto di vista del modo di sviluppo e della conformazione esterna con quelli di *Myrica*, descritti da Bottomley, non si può negare dall'altro che la loro dorsoventralità non trova riscontro in nessuna delle formazioni congeneri finora studiate in altre piante. La struttura dei tubercoli

di *Datisca* non ha poi assolutamente nulla di comune con quella dei tubercoli di leguminose, concordemente con quanto venne osservato da Montemartini.

III. Stando ai dati diagnostici riferiti da Bottomley e Spratt sembra che il bacillo da loro isolato dai tubercoli di *Alnus*, *Elaeagnus*, *Myrica*, ecc., abbia dei caratteri comuni con quello della *Datisca*, come, p. es., la formazione di zooglee, l'aspetto delle colonie, il comportamento del bacillo di fronte ai substrati, alle sostanze coloranti, ecc. Il bacillo della *Datisca* si avvicina moltissimo, nei suoi caratteri in coltura pura, al *Bacillus radicicola*, col quale è possibile fare un raffronto più preciso richiamando specialmente gli ultimi lavori di De Rossi. Fatta eccezione di alcune differenze nei caratteri morfologici, quali p. es. il numero e la posizione delle ciglia, i due microrganismi si dimostrano fra loro molto simili.

IV. Altro carattere comune a questi microrganismi è la loro multiformità, tanto nei tubercoli, quanto in coltura pura. Come abbiamo visto, il microrganismo della *Datisca* si presenta sotto le due forme di bacillo tipico e di corpi rigonfiati e rifrangenti. Ora, questi corpi sarebbero da considerarsi analoghi, per il loro valore morfologico, ai bacteroidi delle leguminose, come sembra lo siano anche i corpi sferoidali osservati da Spratt nel bacillo dell'*Alnus* ed *Elaeagnus*.

V. In tutti i casi di piante non leguminose, Bottomley e Spratt riuscirono a stabilire che il bacillo tubercoligeno in coltura pura apporta un certo aumento di azoto nella coltura stessa. Le mie ricerche non solo hanno potuto accertare lo stesso fenomeno nelle colture pure della *Datisca*, ma anche sperimentalmente dimostrano che le piante possono vivere ugualmente bene in terreno assolutamente privo di azoto, purchè nelle loro radici esistano tubercoli, confermando così quanto già era stato intravisto per l'*Alnus glutinosa* da Hiltner fin dal 1896.

Conclusioni.

I. I tubercoli radicati di *Datisca cannabina* sono formati da radici laterali, ipertrofizzate per un certo tratto a partire dalla base, ripetutamente ramificate secondo il tipo dalla falsa dicotomia o tricotomia.

II. L'ipertrofia ha sede esclusivamente nel cilindro corticale, che interessa per una parte, sebbene notevole. Il parenchima iper-

trofico di nuova formazione proviene da un meristema secondario che si forma alla periferia del cilindro corticale.

III. Tutte le cellule del solo parenchima ipertrofico ospitano un microrganismo, rappresentato da bacilli in caratteristiche zooglee di aspetto filamentoso reticolare. Il parenchima batterifero occupa quindi soltanto una parte del cilindro corticale, ed in conseguenza di tale disposizione le radici, trasformate in branche tubercolari, acquistano una simmetria marcatamente zigomorfa.

IV. Il bacillo isolato dai tubercoli si presenta in forma di brevissime cellule a bastoncello, diritte, isolate o riunite in brevissime file, misuranti $0,5 \times 1,5 - 2\ \mu$.

È discretamente mobile, monotrico, od anche più raramente lofotrico. Non è sporigeno; è aerobio facoltativo, non fluidifica la gelatina, non coagula il latte. L' *optimum* per il suo sviluppo sta fra 25° e 27°. Si coltiva benissimo, specialmente in substrati solidi a base di infusi di radici di *Datisca* ed anche di semi di leguminose. Nei substrati solidi si forma una quantità notevolissima di individui ingrossati, vescicolari, simili a quelli che si osservano nel tubercolo. Essi sono ricchi di una sostanza refrangente di natura azotata, che dà talune reazioni della volutina di Meyer; trasportati su nuovo substrato, si scindono in bacilli normali e dànno origine ad una colonia. Non sono quindi forme di involuzione, ma piuttosto stadi evolutivi del batterio.

Questo microrganismo ama la reazione debolmente alcalina, ma si sviluppa anche in terreni debolmente acidi. In acqua peptonizzata, neutra, dà forme di involuzione ramificate, simili a quelle del *Bacillus radicicola*. Non ama i substrati liquidi, tolta la soluzione di Uschinsky, al cui fondo forma una zooglea cementata da una sostanza filamentosa bianca. Non si sviluppa senza fonte di azoto; la più adatta è il fosfato ammonico. Fra i carbidrati preferisce il maltosio, che provoca la comparsa delle forme vescicolari.

V. L' inoculazione riesce versando il liquido colturale nel terreno o tenendo per alcune ore le radici di *Datisca*, allevata in coltura acquosa sterile, nel liquido colturale. La penetrazione ha luogo per le cellule dell'epiblema, a preferenza per i peli radicali.

VI. Nelle colture del batterio su agar addizionato di glucosio e di infuso di radici di *Datisca*, ha luogo fissazione dell'azoto atmosferico. Le piante di *Datisca*, allevate in terreno sterile, inoculate con questo batterio, si sviluppano più rapidamente di quelle non inoculate, sebbene crescano anche in terreno non inoculato.

Si riscontra una grande analogia, dal punto di vista biologico,

fra la simbiosi nella *Datisca* e quella delle altre piante non leguminose a tubercoli radicali, mentre la forma e la struttura dei tubercoli ne differiscono notevolmente. Il batterio, in ambo i casi, è affine a quello delle leguminose.

Perugia, Laboratorio di Botanica del R. Istituto Superiore Agrario; aprile 1918.

BIBLIOGRAFIA

ARZBERGER E. G., *The fungous root-tubercles of Ceanothus americanus, Elaeagnus argentea and Myrica cerifera.* Report. « Missouri bot. Garden » XXI, p. 6-102, 1900.

ATKINSON G. F., *The genus Frankia in the United States.* « Bull. Torr. Bot. Club », vol. XIX, p. 171-177, 1892.

BALDINI T. A., *Sopra alcune produzioni radicali del gen. Podocarpus.* « Malp. », I, fasc. X e XI, p. 474-477, 1887.

BJÖRKENHEIM C. G., *Beiträge zur Kenntnis des Pilzes in den Wurzelanschwellungen von Alnus incana.* « Zeit. f. Pflanzenkr. », p. 129, 1904.

BOTTOMLEY W. B., *The cross-inoculation of Leguminosae and other rootnodules bearing plants.* Rep. « British Ass. York », p. 752-753, 1907.

BOTTOMLEY W. B., *The structure of root tubercles in Leguminous and other Plants.* « Brit. Assoc. Adv. of Sc. », Leicester, p. 693, 1907.

BOTTOMLEY W. B., *Some effects of Nitrogen fixing Bacteria on the Growth of non-leguminous Plants.* « Proceed. Roy. Soc. Bot. », LXXXI, p. 284-289, 1909.

BOTTOMLEY W. B., *Nitrogen fixing bacteria and non leguminous plants.* « Nature », p. 218, 1909.

BOTTOMLEY W. B., *The root-nodules of Myrica Gale.* « Ann. of Bot. », volume XXVI e CI, p. 111-117, 1912.

BRUNCHORST G., *Ueber einige Wurzelanschwellungen besonders diejen. von Alnus und Elaeagnaceen.* « Unters. aus dem Bot. Inst. Tübingen », II, 1, p. 151-176, 1886.

BRUNCHORST G., *Ueber die Knöllchen aus den Wurzeln von Alnus und den Elaeagnaceen.* « Tagebl. d. 58. Vers. d. Nat. u. Aerzle », 1885.

BRUNCHORST G., *Die Struktur der Inhaltskörper in den Zellen einiger Wurzelanschwellungen.* « Bergens Museum Aarsber. », p. 235-246, 1886.

CHEVALIER A., *Monographie des Myricacées.* « Mem. Soc. Nat. d. Sc. Nat. de Cherbourg », XXXII, p. 34, p. 85, 1901-902.

CHODAT R., *Le noyau cellulaire dans quelques cas de parasitisme ou de symbiose intracellulaire.* « Congr. intern. Bot. Exp. Univ. », Comptes rendus, p. 23, Paris, 1900.

CHODAT R., *Parasites des racines d'Alnus, de Rhamnus et d'Hippophae.* « Bull. de l'Herb. Boissier », 2ª s., t. IV, p. 296, 1904.

CHODAT R., *Nouvelles recherches sur les nodosités des racines d'Alnus.* « Bull. Soc. Bot., Genève ». 2ª s., p. 156-157, 1900.

CHODAT R., *Parasitisme et symbiose.* « Actes Congr. Int. Bot. », p. 23, 1900.

FRANK, *Sind die Wurzelanschw. der Erlen und der Eleagn. Pilzgallen?* « Ber. d. Deut. bot. Ges. », V, p. 50-57, 1887.

FRANK, *Ueber die Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mykorrhizen begabten Pflanzen, sowie der Legumin. und Erlen.* « Ber. d. D. bot. Ges. », IX, p. 244–253, 1891.

GRAVIS, *Compte rendu de la Soc. Roy. de Bot. du Belgique.* XVIII, Ière partie, p. 50-60.

HARSHBERGER JOHN W., *The form and structure of the Mycodomatia of Myrica cerifera.* « Proced. Acad. Nat. Hist. Philadelphia », vol. IV, p. 352, 1903.

HILTNER L., *Landw. Versuchst.* Bd. 46, s. 153, 1895.

HILTNER L., *Ueber die Bedeutung der Wurzelknöllchen von Alnus glutinosa für die Stickstoffernährung dieser Pflanze.* « Sonderabdr. Landwirthsch. Versuchst. », Bd. XLVI, p. 8, 1896.

HILTNER L., *Forstl. Naturw. Zeit.* p. 12, 1898.

HILTNER L., *Beiträge zur Mykorhizenfrage.* « Naturw. Zeit. f. Land. und Forst. », I, p. 9, 1903.

HOLM THEO., *Ceanothus americanus L. and ovatus Desf., a morphological and anatomical Study.* « Amer. Journ. Sc., New Haven », 4a ser., XXII, pagine 523–30, 1906.

KNY L., *Wurzelanschw. bei Alnus glutinosa.* « Verhandl. d. Bot. Vereins. d. Prov. Brandenburg », XVIII, p. 2.

KORCZYNSKI A. et MARCHLEWSKI L., *Studies on the colouring matter of Datisca cannabina roots.* « Bull. Inst. Acad. Sei. Cracovie », p. 124–127, 1907.

KORCZYNSKI A. et MARCHLEWSKI L., Id., ibidem., p. 95–100, 1906.

LAFAR FR., « Handb. der Technisch. Mykolog. », Bd. III, Kap. II.

LUTZ L., *Les microrganismes fixateurs d'azote*, p. 145, Paris, 1904.

MARCHLEWSKI L., *Studien über natürliche Farbstoffe.* « Biochemische Zeitschr. », III, p. 207-306, 1907.

MÖLLER H., *Ueber Plasmodiophora Alni.* « Ber. d. Deut. Bot. Ges. », III, p. 102–105, 1885.

MÖLLER H., *Beiträge zur Kenntnis der Frankia subtilis.* « Ber. d. Deut. Bot. Ges. », VII, p. 218, 1889.

MÖLLER H., Id., ibidem., VIII, p. 215–224, 1890.

MONTEMARTINI L., *Sui tubercoli radicali della Datisca cannabina.* « Rendic. Regia Accad. Lincei », XV, 1906.

MONTEMARTINI L., *Studio anatomico della Datisca cannabina.* « Annali di Bot. », III, p. 101–112, Roma, 1905.

NOBBE und HILTNER, *Vermögen auch Nichtleguminos. freien Stickst. aufzunehmen?* « Landw. Versuchst. », Bd. 45, p. 155, 1894.

NOBBE und HILTNER, *Die endotrophen Mykorr. von Podocarpus und ihre physiol. Bedeut.* « Landw. Versuchst. », LI, p. 160, 1899.

NOBBE und HILTNER, *Ueber das Stickstoffsamlungsvermögen der Erlen und Eleagnaceen.* « Naturw. Zeit. f. Land. Forst. », p. 366-69, 1904.

PEKLO J., *Beiträge zur Lösung des Mycorrhizaproblems.* « Ber. d. Deut. Bot. Ges. », XXVII, p. 239-47, 1909.

PEKLO J., *Die pflanzlichen Aktinomykosen.* « Centr. f. Bakt. », Bd. 27, n. 17-21, p. 451-575.

PETRI L., *Ricerche sul significato morfologico e fisiologico dei prosporoidi (sporangioli di Janse) nelle micorrize endotrofiche.* « N. Gior. Bot. It. », X, pagine 541-562.

SERVETTAZ C., *Monographie des Eléagnacées.* « Beihefte z. Bot. Centr. », Bd. XXV, 1909.

SHIBATA K., *Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen.* « Prings. Jahrb. », XXXVII, p. 643-684, 1902.

SPRATT E. R., *The morphology of the root Tubercles of Alnus and Elaeagnus, and the Polymorphism of the Organism causing their Format.* « Annals of Botany », XXVI, CI, p. 119-120, 1912.

SPRATT E. R., *The formation and Physiological significance of Root Nodules in the Podocarpineae.* « Annals of Botany », XXVI, CIII, p. 801-814, 1912.

SPRATT E. R., *The root-nodules of the Cycadaceae.* « Annals of Botany », XXIX, p. 619-626, 1915.

TROTTER A., *Intorno a tubercoli radicali di Datisca cannabina.* (Nota preliminare). « Bull. Soc. Bot. It. », p. 50-52, 1902.

TROTTER A., *Ulteriori osservazioni sui tubercoli radicali di Datisca cannabina.* « Bull. Soc. Bot. It. », p. 53-57, 1906.

WARMING E., *Wurzelknoll. bei den Eleagnaceen.* « Smaa. biol. og morfol. Bidrag Bot. Tidskr. », 3 R., 1 Bd., p. 84-110, 1876.

WORONIN, *Ueber die bei der Schwarzerle und der gewöhn. Gartenlupine auftr. Wurzelanschw.* « Mem. Acad. Imp. d. St. Pétersbourg », X, Serie VII, n. 6, 1866.

WORONIN, *Bemerkung zu dem Aufsatze von Herrn Möller über Plasmodiophora Alni.* « Ber. Deut. Bot. Ges. », III, 5, p. 177-178, 1885.

WORONIN, *Ueber die Knöllchen an den Wurzeln von Alnus und den Eleagnaceen.* « Tagebl. d. 58 Vers. d. Nat. und Aerzte », 1885.

WOLPERT I., *Die Mycorrhizen von Alnus alnobetula.* Flora. C, p. 60-67, 1909.

ZACH F., *Ueber in den Wurzelknöll. von Elaeagnus angustif. und Alnus glutin. lebenden Fadenpilze.* « Sitzungber. der K. Akad. der Wissensch. in Wien. Mathem. naturw. Klasse », Bd. CXVII, Abt. I, 1908.

ZACH F., *Untersuch. über die Kurzwurzeln von Sempervivus und die daselbst auftr. endotrophe Mycorrhiza.* « Sitzungber. ecc. », Bd. CXVIII, Abt. I, 1909.

ZACH F., *Studie über Phagocytose in den Wurzelknöll. der Cycadeen.* « Oest. Bot. Zeit. », LX, p. 49-55, 1910.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE

TAVOLA II.

Fig. 1. — Radice di « Datisca cannabina » in natura, con aggregato di tubercoli. Grandezza naturale.

Fig. 2. — Radici portanti tubercoli alle loro estremità, ottenuti in colture sterilizzate. Grandezza naturale.

Fig. 3. — Sezione di radice tuberizzata, con tessuto batterifero. Ingr. 25.

Fig. 4. — Sezione di un inizio di tubercolo, nella zona in cui i filamenti batterici stanno invadendo il parenchima. Ematossilina e safranina. Ingr. 300.

Fig. 5. — Sezione di un tubercolo adulto, con cellule contenenti la zona di batteri, e filamenti di zooglea traversanti le pareti. Ematossilina e safranina.

Fig. 6. — Tubercolo ottenuto in coltura pura su radice, con inizio di ramificazioni laterali. Ingr. 3.5.

Fig. 7. — Batterio. Fuchsina di Ziehl. Ingr. 1000.

Fig. 8. — Batterii con ciglia.

Fig. 9. — Batterii. Forme vacuolizzate in gelatina. Ingr. 1000.

TAVOLA III.

Fig. 10. — « Zooglea ». Coltura in liquido di Uschinsky. Ingr. 1000.
Fig. 11, 12 e 13. — Batterii che stanno penetrando nei peli radicali. Carbolfuchsina e violetto di metile. Ingr. 750 e 1000.
Fig. 14. — Colture di « Datisca » in sabbia quarzosa, non inoculata (sinistra) ed inoculata (destra).
Fig. 15. — Colture in sabbia marina, non inoculata (sinistra) ed inoculata (destra).
Fig. 16. — Colture in miscuglio di sabbia e terra argillosa, non inoculata (sinistra) ed inoculata (destra).

Il materiale di questa memoria era già approntato, quando la morte rapì improvvisamente l'Autore (20 aprile 1918). La vedova, signora Virginia Ricciarelli-Severini, ha con amorosa cura coordinato il manoscritto, la letteratura e le illustrazioni. N. d. R.



Fig. 1.



Fig. 2.

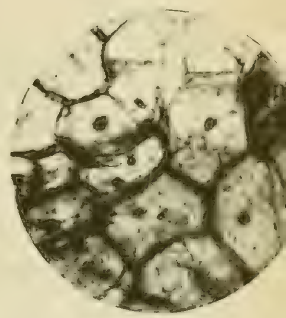


Fig. 4.

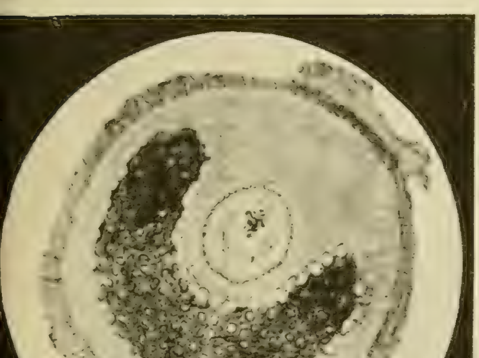


Fig. 3.



Fig. 6.

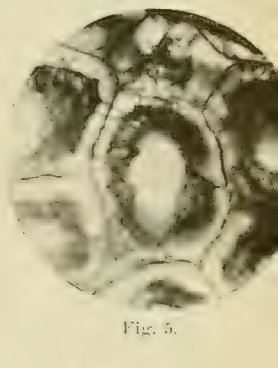


Fig. 5.

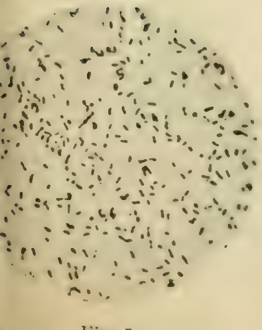


Fig. 7.

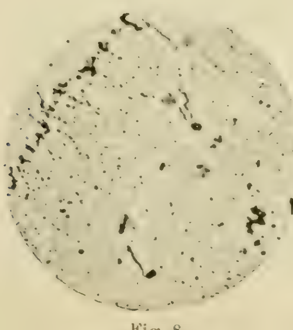


Fig. 8.

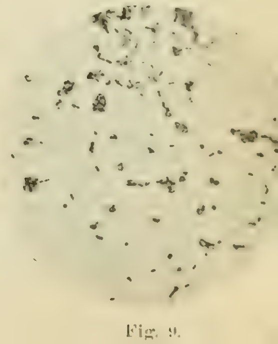


Fig. 9.

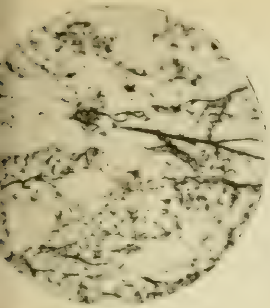


Fig. 10.

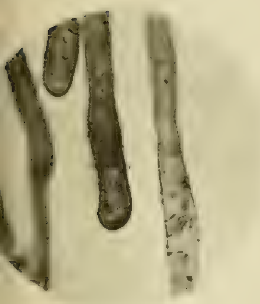


Fig. 11.



Fig. 12.

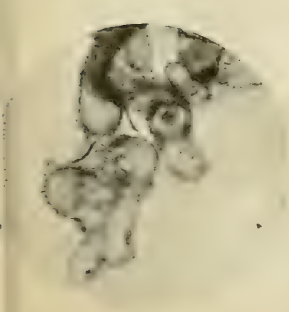


Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.

GIUSEPPE SEVERINI

Da famiglia di studiosi distinti nacque Giuseppe Severini in Perugia il 17 giugno 1878. Il nonno ed il padre erano professori in quella Università. Nel luglio 1902 conseguì la laurea in scienze agrarie presso il Regio Istituto Superiore di Perugia. Fu subito nominato assistente alla cattedra di botanica e patologia vegetale dello stesso Istituto, ove rimase fino al 1906. Dovendo egli curare l'insegnamento della patologia vegetale, fu attratto a studiare la flora fungina dell'Umbria e frutto di queste sue ricerche sono due contribuzioni alla conoscenza della flora micologica della provincia di Perugia, pubblicate l'una nel 1906, l'altra nel 1913.



Desiderando corredarsi del diploma di laurea in scienze naturali, per le quali a dir vero si sentiva più attratto che per le questioni agrarie, Severini si inscrisse nel 1906 all'Università di Roma, ove conseguì nel gennaio 1908 la laurea in scienze naturali, presentando come tesi un lavoro sperimentale molto accurato sui tubercoli radicali della sulla e sui batteri che li producono ed abitano. Egli riuscì a isolare, coltivare e inoculare il batterio radicicolo, ne dimostrò la specificità, il potere di fissare l'azoto atmosferico, ne studiò il portamento biologico e le moda-

lità dell' infezione. Le ricerche di Severini sui batteri della sulla stanno a pari delle ricerche di Beyerink, Prazmowski, Hiltner sui batteri delle leguminose settentrionali. Per questi organismi Severini si interessò tanto da estendere poi le sue ricerche a batteri che producono i tubercoli sulle radici delle eleagnacee; però dovette abbandonare lo studio dell'*Hippophae rhamnoides*, cui si era accinto, perchè non riuscì a tenerla in vita nelle colture sterili. In seguito ebbe miglior fortuna con la *Datisca cannabina*, che formò oggetto delle sue ultime ricerche.

Conseguita la laurea in scienze naturali rimase per qualche tempo presso la Regia Stazione di patotogia vegetale in Roma, ove ebbe campo di eseguire, in collaborazione con lo scrivente, esperienze sulla nutrizione azotata delle piante verdi con diversi sali di ammonio. Occorrevano colture esenti da batteri, per impedire la nitrificazione e lo sviluppo di microorganismi ammonivori; per questi lavori Severini era maestro. Grazie alla sua abilità ed accuratezza batteriologica, fu possibile, nel secondo ciclo di esperienze, di condurre la senape e il grano a completa maturazione in colture prive di batteri, ciò che non è mai riuscito ad altri sperimentatori nè prima, nè poi. La precisione con cui furono condotte da Severini queste esperienze permise di scindere il valore nutritivo dell' ammonio dall' effetto nocivo prodotto dal rispettivo anione e di porre in luce un caso meraviglioso di differenza fortissima fra l'assorbimento dei due ioni del sale.

Nell'estate del 1908 Severini riprese il posto di assistente al laboratorio di Perugia ove poi sempre rimase, tornando ai suoi lavori prediletti di patologia vegetale, fra i quali sono da segnalare specialmente quelli sulle formazioni tubercolari nel ginepro e sulla batteriosi dell'*Ixia* e *Gladiolus*. Per il ginepro egli dimostrò che il tubercolo è prodotto da *Ceratostoma*; della batteriosi isolò gli agenti ed accertò, con uno studio accurato della biologia e dello sviluppo nell'ospite, che si tratta di due specie nuove: *Bac. ixiae* e *Pseudomonas gladioli*. Di questi batteri egli studiò le attività enzimatiche, constatando la facoltà di secernere pectinasi, invertasi, amilodestrinasi e maltasi; nella *Ps. gladioli* anche una proteasi.

Notevole, per difficoltà della ricerca, è anche la constatazione della Peronospora del frumento (*Sclerospora macrospora*) nell'orzo, avena, *Lolium temulentum*, *Festuca elatior*, *Alopecurus agrestis*.

In questi anni Severini riuscì vincitore del premio Corsi per le scienze presso l' Università di Roma ed ebbe un'ottima classi-

ficazione nel concorso per il posto di perfezionamento all'interno. Fu nominato professore al Regio Istituto tecnico di Pinerolo, ma preferì rimanere a Perugia. Nel 1914 chiese la libera docenza all' Università di Roma, che doveva esser concessa, quando, scoppiata la guerra, Severini fu richiamato in servizio militare. Ed appunto in servizio contrasse il crudele morbo, che lo abbattè in pochi giorni, il 17 aprile 1918.

Severini apparteneva alla schiera, ormai quasi totalmente estinta, di persone che lavorano per sincero amore dello studio, contentandosi di una posizione modesta e rinunciando a maggiori guadagni, pur di avere il tempo libero per gli studi prediletti. Egli era del resto molto stimato dai suoi concittadini e negli ultimi anni aveva prestato la sua opera nelle locali associazioni agrarie e di beneficenza.

E. Pantanelli.

PUBBLICAZIONI DI GIUSEPPE SEVERINI

1. *Primo contributo alla conoscenza della flora micologica della provincia di Perugia.* Annali di botanica, 6, 1906, pp. 277–303.

2. *Su alcune particolarità morfologiche ed anatomiche delle radici di "Hedysarum coronarium".* Rendic. Acc. Lincei. (5). 16. 21 luglio 1907, pp. 145–148.

3. *Ricerche batteriologiche sui tubercoli di "Hedysarum coronarium" (Sulla).* Ivi, 4 agosto 1907, pp. 219–226.

4. *Ricerche fisiologiche e batteriologiche su "Hedysarum coronarium" (Volg. Sulla).* Ann. di Bot. 7, 1908, pp. 33–70, con due tavole.

5. *Particolarità morfologiche ed anatomiche nelle radici di "Hedysarum coronarium".* Ivi, pp. 75–81, con due tavole.

6. *Alcune esperienze sulla nutrizione azotata delle piante verdi con diversi sali di ammonio.* Staz. Sperim. Agrarie, 43. 1910, pp. 449–544 (in collaborazione con E. Pantanelli).

7. *Sulle formazioni tubercolari nello "Juniperus communis".* Ann. di Bot. 8, 1910, pp. 253–262, con una tavola.

8. *Nuovi ospiti per la Sclerospora macrospora Sacc.* Staz. Sperimentali Agrarie, 43, 1910, pp. 774–786, con due tavole.

9. *Intorno ad una nuova malattia della lupinella.* Ivi, 44, 1911, pp. 411–416.

10. *Ulteriori esperienze sulla nutrizione ammoniacale delle piante verdi.* Ivi, pp. 873-908, con due tavole. (In collaborazione con E. PANTANELLI).

11. *Secondo contributo alla conoscenza della flora micologica della provincia di Perugia.* Ann. di Bot. 11, 1913, pp. 191-207.

12. *Una batteriosi dell' " Ixia maculata " e del " Gladiolus colvilli ".* Ivi, pp. 413-424, con una tavola.

13. *Intorno alle attività enzimatiche di due bacteri patogeni per le piante.* Ivi, pp. 441-452.

14. *Ricerche sui tubercoli radicali di " Datisca cannabina ".* (In corso di stampa).

BREVI COMUNICAZIONI

Una nuova avventizia della Flora romana

E. Carano

Nell'aprile scorso a Fiumicino, perlustrando gli stagni e i canali di bonifica sia dell'Isola Sacra sia dei terreni verso le idrovore di Maccarese, m'imbattei frequentemente in una Graminacea molto diffusa, che per allora non seppi riconoscere non essendo in fiore. Essa era fornita di lunghi culmi sdraiati, per mezzo dei quali, partendo dall'argine, si diffondeva per un buon tratto nell'acqua, radicando più o meno abbondantemente in corrispondenza dei nodi.

Nell'agosto fui in possesso della pianta fiorita e potei convincermi che si trattava della *Digitaria disticha* Fiori e Paol. var. *paspalodes* (Michx.) Thell. (1)

Questa specie avventizia per la flora italiana fu raccolta la prima volta in Italia presso Genova nel 1869 e da allora è stata segnalata per parecchie altre località dell'Italia settentrionale e più recentemente, cioè dal 1910 ad oggi, anche dell'Italia centrale, segnatamente della Toscana, però non più giù della Marina di Massa.

È una pianta infestante, il cui veicolo principale di diffusione dev'essere l'acqua, e dove alloggia è capace di soppiantare la vegetazione locale. Finora sembra che essa sia più frequente sulla costa occidentale della Penisola, donde si spinge nel continente, risalendo i corsi d'acqua. Nel versante orientale ci è nota per un minor numero di località: così per Ferrara lungo il Po di Volano, per Faenza, per Imola e per Fano.

(1) Ho riportato il nome col quale questa pianta verrà prossimamente indicata in una nuova *Appendice* alla *Flora analitica d'Italia* del Prof. Adr. Fiori, come gentilmente l'Autore comunica per lettera al chiarissimo Prof. Pirotta, insieme con alcune delle nuove località su citate.

Per essere sicuro che nella campagna romana non fosse stata precedentemente raccolta, mi sono rivolto alla cortesia dei professori Pirotta, Chiovenda e Cortesi che di questa regione posseggono ampia conoscenza, avendovi abbondantemente erborizzato. Tutti e tre mi affermano di non averla mai incontrata; però il Chiovenda mi aggiunge che nel suo erbario figurano due esemplari di questa pianta, di cui uno raccolto ad Imola dal dottor Livini nel 1899 nel fondo dei fossi di scolo del Consorzio Zaniolo, l'altro ricevuto il 9 ottobre 1899 dal prof. Peglion, ma senza indicazione della località. Il Peglion, prima di coprire la carica attuale, è stato per qualche anno a Roma in qualità di assistente presso la Stazione di Patologia vegetale. Ho chiesto allora a lui se ricordasse dopo tanto tempo dove aveva rinvenuta la sua pianta; ed egli mi ha molto gentilmente risposto che, sebbene non si arrischi a precisare, ha in mente di avere spesso erborizzato nel 1899-900 nel tratto di Maremma tra Orbetello e Montalto. Sarebbe opportuno ricercarla in quel territorio; ma per lo meno è molto probabile che vi esista. Ed allora quella sarebbe la località più meridionale ed anche più antica della Toscana e ad un tempo più settentrionale del Lazio, in cui la nostra pianta è stata raccolta.

Essendosi già diffusamente propagata a Fiumicino, e non sappiamo da quando, non è improbabile che abbia invaso le sponde del Tevere, dove mi propongo di farne ricerca.

Sopra un Pino del Monte Pisano

DI B. LONGO

Nel 1798 Gaetano Savi dava notizia di un Pino vivente nei monti tra Calci e Buti ch'egli determinava per *Pinus resinosa* (1). Non era stato lui a raccoglierveIo, ma gliene era stato inviato un ramo con le pine da un medico di Vicopisano. Egli anzi, in un'altra pubblicazione posteriore alla morte di quel medico, riferiva che in quelle località non si eran più potuti trovare individui viventi di quel Pino (2). E, ch'io sappia, esso non fu più raccolto al Monte Pisano da altri Botanici, nè l'esemplare del Savi esiste nell'Erbario Pisano o nell' Erbario Fiorentino.

Nella suddetta pubblicazione posteriore il Savi, veramente, faceva notare di aver conosciuto che i coni di quel Pino, ch'egli antecedentemente aveva pubblicato come *Pinus resinosa*, erano simili ad un cono di *Pinus Laricio* avuto da Parigi. Ciò non ostante, tanto il Bertoloni (3) quanto il Caruel (4) - che, suppongo, non dovettero aver visto l'esemplare del Savi, poichè non ne fanno punto cenno - identificarono il *Pinus resinosa* del Savi col *Pinus sylvestris* L. E tale sinonimia si trova anche nell'*Index Kewensis* (5).

Già una quindicina di anni fa, trattando di alcune Conifere italiane, mi ero occupato anche di questo Pino e - pur non avendolo potuto esaminare - ero, per le ragioni allora esposte, venuto nel convincimento che, probabilmente, si doveva trattare non del *Pinus sylvestris* L., ma del *Pinus Laricio* Poir. (6).

(1) SAVI G., *Flora Pisana*, to. II (Pisa, 1798), pag. 354.

(2) SAVI G., *Trattato degli alberi della Toscana*, to. I (2ª edizione, Firenze, 1811), pag. 153.

(3) BERTOLONI A., *Flora italica*, vol. X, 1854, pag. 257.

(4) CARUEL T. *Prodromo della Flora toscana*. Firenze, 1860, pag. 589.

(5) To. II, 1895, pag. 533.

(6) LONGO B., *Intorno ad alcune Conifere italiane*. Ann. di Bot., Vol. I, fascicolo 5°, 1904, pag. 330.

Venuto a dirigere il R. Orto Botanico di Pisa, mi sono di nuovo interessato alla soluzione della questione. Ho frugato nelle collezioni; ho voluto, per eccesso di scrupolo, esaminare anche l'Erbario Puccinelli, conservato nell' Orto Botanico di Lucca; ma sempre inutilmente. Ho fatto raccogliere per mio conto esemplari di Pini in diversi monti del Monte Pisano; io stesso ne ho esaminati tanti sul posto - tutti quelli che ho visti - in special modo nella parte del monte Orma nel Lucchese; ma sempre inutilmente, giacchè si trattava sempre del *Pinus Pinaster* Soland., che è assai diffuso sui monti del Monte Pisano. Però dichiaro che, ciò non ostante, non mi ero mai voluto dare per completamente vinto e che non tralasciavo occasione d'informarmi al riguardo, compreso della difficoltà, direi quasi della impossibilità, di verificare tutti i Pini del Monte Pisano. E la mia perseveranza mi ha finalmente condotto al risultato desiderato.

Saputo che il collega Ferdinando Belloni-Filippi, professore di Sanscrito nella R. Università di Pisa, era di Buti, lo pregai di volere, ritornando nelle vacanze in quei luoghi, far domanda per mio conto presso qualche boscaiuolo se in quei boschi, oltre al comune « Pino selvatico » (*Pinus Pinaster* Soland.), si trovasse allo stato spontaneo anche qualche altra specie di Pino. Dopo il suo ritorno a Buti, egli gentilmente mi comunicava di aver saputo da un boscaiuolo, buon conoscitore dei boschi di Buti, che in qualche località si trovano altri Pini selvatici chiamati « *Àlici* ».

Il 13 ottobre mi recai in una di queste località - la Tenuta Taddei - situata a nord-est di Buti, quindi in direzione opposta a quella donde dovette provenire l'esemplare di cui parla il Savi. E, guidato da un contadino della tenuta, verso l'estremità superiore di una stretta, profonda e fresca valle, percorsa da un ruscello, frammisti al comune *Pinus Pinaster* Saland., che è sempre l' essenza dominante, mi furono indicati gli « Àlici », che subito riconobbi per esemplari di *Pinus Laricio* Poir. Essi spiccavano anche da un certa distanza tra i comuni « Pini selvatici » (*Pinus Pinaster* Soland.), oltre che pel colore della scorza, anche per l'altezza maggiore, pel tronco diritto, pel portamento elegante e pel colore più chiaro del fogliame. Mi diceva il contadino che i più belli e più sviluppati erano stati abbattuti durante la guerra ed anche in quest'estate. Qualche tronco si trovava ancora a terra con accanto ammucchiati i rami provvisti di pine. Anche quel contadino del luogo mi assicurava che gli « Àlici » erano altrettanto selvatici quanto gli altri Pini (*Pinus Pinaster* Soland.).

Il rinvenimento del *Pinus Laricio* Poir. in questa località, così

prossima a quella donde sarebbe provenuto l'esemplare del Savi, viene a confermare sempre più che il *Pinus resinosa* del Savi è veramente da identificarsi col *Pinus Laricio* Poir.

Inoltre resta assodato quel che io pure sostenevo nella su citata mia pubblicazione, che un tempo il *Pinus Laricio* Poir. doveva vivere anche nell'Italia Centrale in località ove ora è stato distrutto o quasi (1).

(1) Sui monti silicei del Monte Pisano è molto diffuso, come ho già detto, il *Pinus Pinaster* Soland, e c' è ragione di ritenere che un tempo nelle valli fresche doveva essere più diffuso che attualmente il *Pinus Laricio* Poir.

Io anzi consigliavo di tornare a diffondere il « Pino selvatico » (*Pinus Pinaster* Soland.) nelle pendici diboscate e l'« Àlice » (*Pinus Laricio* Poir.) nelle valli fresche, cercando con ciò d' imitare l' opera armoniosa della natura, dall'uomo così spesso sconvolta, piuttosto che correr pericolo di far opera vana col rimboschimento che si sta tentando, come mi diceva il collega Belloni-Filippi, col Pino d'Austria, che - come dovrebbe essere noto - trova la sua stazione preferita nei terreni calcarei.

PASQUALE BACCARINI

Allievo elettissimo, collega stimatissimo, amico dilettissimo è morto ieri quasi improvvisamente in Firenze.

Lo strazio dell'animo non mi permette oggi di dire altro.

Roma, 25 luglio 1919.

Prof. R. PIROTTA.

VOL. XV. [pubblicato il 20 ottobre 1920] FASC. 2°

ANNALI DI BOTANICA

PUBBLICATI

DAL

PROF. ROMUALDO PIROTTA

Direttore del R. Istituto e del R. Orto Botanico di Roma

INDICE

ROMA
TIPOGRAFIA DEL SENATO
DI GIOVANNI BARDI

1920

Gli **Annali di Botanica** si pubblicano a fascicoli, in tempi non determinati e con numero di fogli e tavole non determinati. Il prezzo sarà indicato numero per numero. Agli autori saranno dati gratuitamente 25 esemplari di estratti. Si potrà tuttavia chiederne un numero maggiore, pagando le semplici spese di carta, tiratura, legatura, ecc.

Gli autori sono **responsabili** della forma e del contenuto dei loro lavori.

N.B. — Per qualunque notizia, informazione, schiarimento, rivolgersi al prof. R. PIROTTA, R. Istituto Botanico, Via Milano, 41. — ROMA.

Vol. XV. (*Pubblicato il 20 ottobre 1920*) Fasc. 2°

Ulteriori osservazioni sulla Nespola apirena

della Sig.na Dott. Irma Pierpaoli

In una nota pubblicata nel 1918 (1) esponevo alcune mie osservazioni su diverse sorta di *Mespilus germanica*, coltivate nel giardino dell'Istituto Botanico di Roma, e venivo a diverse conclusioni, fra le quali quella dell'origine del nespolo apireno, studiato dal Longo, dal nespolo normale.

Le accurate osservazioni che ho fatte anche in questi anni sui medesimi esemplari di nespolo, mi portano non soltanto a confermare le conclusioni alle quali ero giunta, ma anche ad appoggiarle con nuovi fatti che ho potuto rilevare, sia collo studio della morfologia esterna dei fiori e dei falsi frutti presi in esame, sia collo studio anatomico di essi.

1. — Morfologia esterna.

Per ciò che riguarda lo studio morfologico esterno, rilevo che nei falsi frutti dei diversi nespoli studiati, oltre ai caratteri differenziali fondamentali già descritti, sono da aggiungere quelli delle dimensioni e del momento di maturazione considerevolmente diversi. Infatti i frutti del nespolo mostruoso raggiungono spesso cm. 5 1/2 di larghezza per cm. 4-5 di altezza, mentre quelli del nespolo apireno di Longo misurano appena cm. 1,7-2,3 di larghezza, per cm. 2-2.5 di altezza. I falsi frutti del nespolo di Olanda e di quello avuto col nome di apireno, mantengono invece dimensioni intermedie, cm. $3 \times 3\frac{1}{2}$ e cm. $2\frac{1}{2} \times 3$, pur mostrandosi rotondeggianti i falsi frutti del nespolo d'Olanda e quasi piriformi quelli dell'altro nespolo. Ma degno di nota è il fatto, che in questi due ultimi nespoli, man mano si va riducendo il numero dei pistilli fino alla loro totale scomparsa, i falsi frutti vanno pure di-

(1) Pierpaoli Irma, *Osservazioni sul fiore del Nespolo e sulla origine della nespola apirena.* Rend. R. Accad. Lincei, 3 febbraio 1918.

minuendo un po' alla volta le loro dimensioni, fino a raggiungere perfettamente quelle dei falsi frutti del nespolo di Longo. Lo stesso avviene per il momento di maturazione. Esso si verifica alla fine di ottobre e ai primi di novembre nel nespolo mostruoso; alla fine di novembre nei nespoli d'Olanda e in quello avuto col nome di apireno, alla fine di dicembre e in gennaio nel nespolo apireno di Longo. Ma i falsi frutti con 4, 3, 2, 1 pistilli, ritardano a mano a mano la loro maturazione, finchè, nei falsi frutti in cui è avvenuta la scomparsa totale dei pistilli e dei caratteri secondari inerenti, essa si verifica tardivamente, come per i falsi frutti del nespolo di Longo.

Tali fatti si ricollegano evidentemente con quelli già descritti nel 1917, e largamente riosservati in questi anni, circa la riduzione graduale delle parti costitutive del pistillo e del numero dei pistilli, in relazione con la graduale scomparsa pure dei caratteri secondari inerenti, quali le zone pelose e l'aureola gialla sulla superficie della coppa ricettacolare, e si ricollegano pure:

1° col fatto nuovo della comparsa, nel nespolo avuto col nome di apireno, del carattere petaloideo dei sepali; poichè in tre fiori ho osservato, presso i sepali verdi, normali, un sepalo un po' più grande degli altri, verde alla base, ma roseo petaloideo nella parte rimanente, come sono rosei petaloidei i sepali nel nespolo apireno di Longo. Tale carattere, cominciando a mostrarsi in un solo sepalo e per di più, pure in esso, gradatamente sviluppantesi dall'apice alla base, può stare a dimostrare che esiste una tendenza alla graduale trasformazione anche nei sepali, da verdi pelosetti, a rosei, glabri, petaloidei.

2° Con nuovi modi e gradi di riduzioni riscontrati: *a*) in un fiore del nespolo avuto col nome di apireno, mostratomisi con la superficie ricettacolare distinta in due parti: una, bianca, glabra, come la superficie ricettacolare dei nespoli di Longo, descritti nella nota suindicata; l'altra con zone pelose verso il centro e aureola gialla periferica come nei fiori dei nespoli normali, e questo fiore non presenta accenni di pistillo come i fiori del nespolo apireno di Longo; *b*) in un fiore in cui, scomparsa ogni traccia di pistillo e scomparsa pure l'aureola gialla d'inserzione degli stami come nel nespolo apireno di Longo, si mostra chiarissima una zona pelosa centrale sulla coppa ricettacolare, come nei fiori normali. Ciò porta a pensare che quello della zona pelosa, sia con quello dell'aureola gialla, il carattere che per ultimo scompare, nel processo di riduzione dei fiori e dei ricettacoli con noccioli. E che questi siano i caratteri più persistenti, lo dimostra pure il fatto d'averli riscontrati ancora, in qualche fiore e in qualche falso

frutto del nespolo apireno di Longo, dove, in un esemplare raccolto e sezionato quasi maturo nell' ottobre 1917, ho pure riscontrata una masserella legnosa epicalicina, come il residuo del pericarpo che si osserva nei falsi frutti dei nespoli normali, che rappresentano, si può dire, l'ultimo gradino nella riduzione dei pistilli.

Per dare rapidamente un'idea della variabilità e della frequenza dei casi osservati con riduzione del numero e delle parti del pistillo, riporto nelle seguenti tabelle i risultati delle osservazioni fatte consecutivamente dall'anno 1916 al 1919, sui fiori e sui falsi frutti dei singoli nespoli studiati.

Nella tabella *A* rilevo il numero dei fiori osservati con variazione nel numero dei pistilli; l'asterisco presso il numero indica che pure nello stilo ho trovato caratteri riduzionali, ho trovato cioè più o meno ridotti o lo stigma o il filamento; i due asterischi indicano che nel fiore ho notato gradi di riduzione nella zona pelosa e nell'aureola gialla della superficie ricettacolare; i tre asterischi indicano che nei fiori ho osservato ridotti contemporaneamente lo stilo, la zona pelosa, l'aureola gialla.

Osservando tale tabella, si conclude che i pistilli variano completamente e gradatamente da 0 a 9 nel nespolo avuto col nome di apireno, completamente perchè ho riscontrati casi perfettamente staminiferi e apireni presso quelli con numero di pistilli normale e ridotto; gradatamente perchè ho osservato casi apireni e con 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 pistilli in tutti i gradi di riduzione anche nelle parti costitutive del pistillo stesso. Nel nespolo di Olanda, i pistilli variano pure completamente da 0 a 9, ma non gradatamente, poichè non mi si sono presentati ricettacoli con 7 od 8 pistilli. Il nespolo mostruoso si vede variare da 2 a 9, non tenendo conto dei ricettacoli che, mostrando 12 e 13 cavità nella polpa, mostrarono in fiore solo 9 stili; in questo nespolo inoltre colla forma apirena e staminifera mancano i casi di massima riduzione con 1 pistillo, e pure casi con 3 e 4 pistilli.

Il numero 5, normale, è quello che raggiunge il massimo della frequenza in tutti i nespoli per ogni anno di osservazione. Inoltre, nei due primi nespoli, cioè in quello venuto col nome di apireno e in quello d'Olanda, la frequenza dei fiori con numero decrescente di stili è maggiore di quella con numero crescente, fatta eccezione per il numero 6, che raggiunge il massimo dei casi, dopo il numero 5. Nel nespolo mostruoso invece sono rarissimi i fiori con riduzione dei pistilli e dei caratteri secondari uniti alla loro presenza, sono frequenti quelli con numero maggiore di cinque, specie 7 ed 8. (V. Tab. *A*).

TABELLA *A*.

Osservazioni sui fiori.

Stili	Anno	Nespolo mostruoso A	Nespolo mostruoso B	Nespolo avuto col nome di apireno A	Nespolo avuto col nome di apireno B	Nespolo d'Olanda A	Nespolo d'Olanda B	Nespolo apireno di Longo
0	1916	—	—	1	1	—	—	tutti
	1917	—	—	—	2	—	—	»
	1918	—	—	1	4	—	—	»
	1919	—	—	—	—	2	—	»
1	1916	—	—	— ?	— ?	non fioriti		nessuno
	1917	—	—	2 di cui 1**	2 di cui 1*	3	a male	»
	1918	—	—	—	1**	—	1**	»
	1919	—	—	2	1	—	—	»
2	1916	—	—	?	?	non fioriti		nessuno
	1917	1	—	—	1	1	a male	»
	1918	—	—	1**	2***	—	—	»
	1919	—	—	1	2	1	—	»
3	1916	—	—	?	?	non fioriti		nessuno
	1917	—	1	—	3 di cui 1*	4 di cui 1*	a male	»
	1918	—	—	2 di cui 1*	2	1	1**	»
	1919	—	—	2	3	3	1***	»
4	1916	—	—	?	?	non fioriti		nessuno
	1917	—	—	1**	7 di cui 4*	4 di cui 2*	a male	»
	1918	—	—	2	6 di cui 1**	3	1**	»
	1919	—	—	1	1	2	2**	»
5	1916	6	3	—	—	non fioriti		nessuno
	1917	37	17	25	44 di cui 4*	67 di cui 2*	a male	»
	1918	31	25	115	93	110	—	»
	1919	43	38	134	148	55	5	»
6	1916	?	?	?	?	non fioriti		nessuno
	1917	5	2	3	14 di cui 5*	8	a male	»
	1918	6	5	7	6	—	2	»
	1919	3	8	5	25	3	—	»
7	1916	—	—	—	—	non fioriti		nessuno
	1917	1	—	1	—	—	a male	»
	1918	—	3	—	—	—	—	»
	1919	4	1	1	—	—	—	»
8	1916	?	?	—	—	—	—	nessuno
	1917	1*	1	—	2*	—	—	»
	1918	3	2	—	—	—	—	»
	1919	3	4	1	1	—	—	»
9	1916	—	—	—	—	—	—	nessuno
	1917	1 con 13 cavità	—	—	1	—	—	»
	1918	—	2 con 11 e 9 cavità	—	—	1	—	»
	1919	2 con 9 cavità	—	—	—	—	—	»

N. — Per la spiegazione dei numeri con gli asterischi vedi pag. 67.

TABELLA *B*.

Osservazioni sui falsi frutti e sui ricettacoli fiorali sezionati.

	Anno	Nespolo mostruoso A	Nespolo mostruoso B	Nespolo avuto col nome di apireno A	Nespolo avuto col nome di apireno B	Nespolo d'Olanda A	Nespolo d'Olanda B	Nespolo apireno di Longo
Frutti con caselle 5 o più tutti con seme buono (da fiori con 5 o più stili)	1916	1	—	—	1 2 con 1 casella con seme a male	2	—	nessuno
	1917	—	2	8	8 7 (di 5) 1 (di 6)	12	a male	
	1918	1	3	14	20	6	»	»
	1919	5	5	25	42	11	1	»
Frutti con caselle 5 o più con seme e senza	1916	1	—	5	2	—	—	nessuno
	1917	12	12	27	33	23	a male	»
	1918	9	12	25	42	13	»	»
	1919	9	13	110	121	47	—	»
Frutti con caselle 5 o meno con seme, senza indurimenti	1916	—	2	2	—	—	—	nessuno
	1917	3	—	5	10	2	a male	»
	1918	1	2	9	10	4	»	»
	1919	8	7	14	20	5	—	»
Frutti con caselle (5) tutte senza seme	1916	5	—	—	—	—	—	nessuno
	1917	—	—	2	—	1	a male	»
	1918	1	—	—	1	1	»	»
	1919	—	1	1	2	1	—	»
Frutti senza caselle con soli indurimenti	1916	—	—	—	—	—	—	nessuno
	1917	—	—	1 con 2 ind.	—	1 con 4 ind. 1 con 1 ind.	a male	1 con 1 indur.
	1918	—	—	2 con 2 ind.	2 con 1 ind.	1 con 3 ind.	»	nessuno
	1919	—	—	2 con 2 ind.	3 2 con 1 ind. 1 con 3 ind.	1 con 5 ind.	—	»
Frutti apireni	1916	—	—	—	1	—	—	tutti
	1917	—	—	—	2	—	—	149
	1918	—	—	5	—	—	—	108
	1919	—	—	—	—	2	—	147

Nella tabella *B* ho rilevato per ogni nespolo e per ogni anno il numero degli individui con pericarpi presentanti caselle normali con seme buono, o caselle ridotte a fessura con seme ridotto o mancante, o individui con pericarpi normali e ridotti contemporaneamente; oppure ancora individui con pericarpi privi di cavità spesso ridottissimi, e individui perfettamente apireni.

Dalla stessa tabella risulta che il nespolo di Longo presenta sempre ricettacoli apireni, fatta eccezione dell'unico caso incontrato nel 1917, già citato, con un residuo di pericarpo nella polpa ricettacolare; che tutti gli altri nespoli mostrano il massimo della frequenza, ogni anno, per gli individui con pericarpi a caselle normali e ridotte a fessura contenenti o no seme; che il minimo della frequenza invece è dato dai casi di forte e massima riduzione, cioè dai ricettacoli con pericarpi aventi cavità a fessura senza seme, o con pericarpi senza cavità affatto, e da ricettacoli apireni. Nel nespolo mostruoso, però, non ho mai riscontrati falsi frutti con residui pericarpici, nè privi completamente di ogni traccia di essi. (Tab. *B*).

2. — Struttura interna.

Cogli stami migranti dalla periferia al centro, nel nespolo normale, ho osservato un solo fiore nel 1918, mentre ne ho visti diversi nel 1917 e nel 1919. Sebbene questi stami siano brevi, tozzi, hanno antera distinta con polline normale, e l'origine del nespolo apireno, oltre che alla riduzione successiva dei pistilli fino alla loro totale scomparsa, è legata, secondo me, alla migrazione degli stami periferici; e a questa conclusione sono giunta pure collo studio anatomico, e più precisamente collo studio del decorso dei fasci, nei ricettacoli fiorali e nei giovani falsi frutti.

Già il prof. Baccarini (1), nel suo ultimo lavoro intorno al nespolo senza nocciolo, con perfetta chiarezza descrive il decorso dei fasci nei fiori normali a cinque pistilli e nei fiori del nespolo di Longo. Le mie osservazioni concordano colle sue, negli stadi da lui esaminati.

Però, confrontando le posizioni dei fasci assunte successivamente nei varî stadi di sviluppo dei fiori e dei piccoli falsi frutti normali, con quelle assunte nei fiori e nei falsi frutti del nespolo di Longo,

(1) Baccarini, *Osservazioni sul nespolo senza nocciuolo.* Nuovo giornale botanico ital., vol. XXIV, 1917, n. 1.

ho notato che esse mostrano una certa corrispondenza fra loro se appartengono a ricettacoli della medesima età, ma se appartengono a ricettacoli di età diversa, non si corrispondono più affatto, perchè i fasci nei ricettacoli dei fiori giovanissimi si dispongono diversamente che nei ricettacoli dei fiori più adulti e nei falsi frutti, specialmente nel nespolo di Longo.

Per stabilire quindi un esatto riscontro fra i fiori e i falsi frutti dei due tipi di nespoli, cioè dei nespoli che dirò normali perchè aventi la massima parte dei fiori a cinque pistilli (nespolo d'Olanda e nespolo avuto col nome di apireno), e del nespolo apireno di Longo, è necessario prendere in esame serie di sezioni appartenenti rispettivamente a ricettacoli della medesima età. Così, mentre sembrerebbe dovessero esistere in tutto considerevoli differenze fra i fiori normali e quelli del nespolo di Longo, si viene invece a stabilire che il decorso dei fasci nei due tipi di nespoli è fondamentalmente lo stesso. Certamente l'assenza dei pistilli e la presenza degli stami centrali nel nespolo di Longo, fanno rilevare, a prima vista, differenze notevoli nell'innervazione, nell'ordinamento e nella presenza di alcuni fasci, ma tali differenze sono secondarie, derivate da una forma unica primitiva, come vedremo seguendo i ricettacoli nelle diverse età e nei diversi gradi di riduzione.

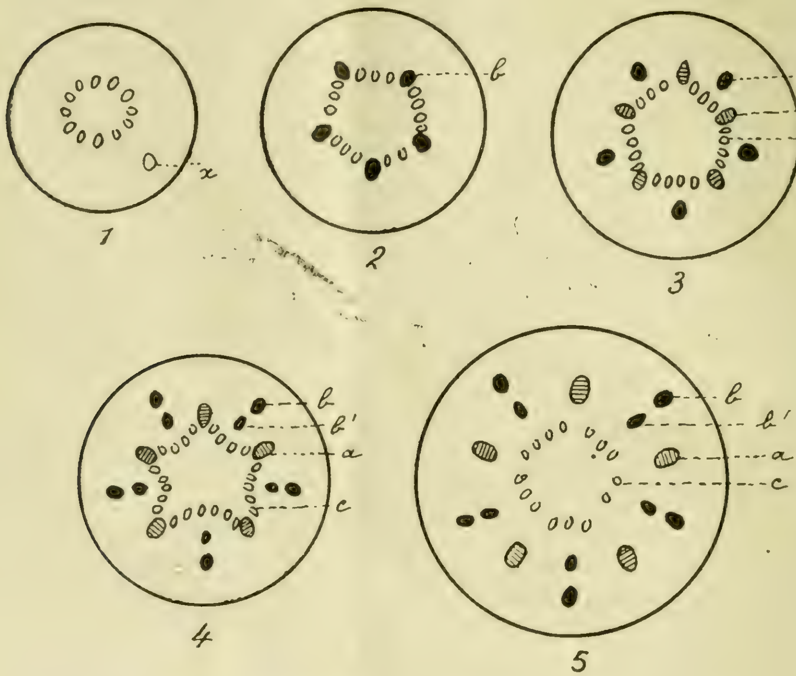
Le difficoltà incontrate per avere un'idea esatta e completa sul decorso dei fasci nei ricettacoli normali e in quelli con riduzione parziale e totale dei pistilli, sono state grandi sia per ottenere sezioni in serie complete dei ricettacoli, sia per trovare il materiale adatto che potesse chiarire e colmare la grande confusione e le innumerevoli lacune presentatemisi nell'osservazione di una gran parte di esemplari.

Tuttavia, per l'abbondante materiale avuto a mia disposizione in quasi quattro anni di studio, ho potuto superare le difficoltà incontrate e ho potuto risolvere le questioni propostemi.

Ho cominciato pertanto col sezionare, in tutte le età, i ricettacoli del nespolo di Longo e dei nespoli normali, per poi passare, stabilitene le differenze e i rapporti, allo studio degli esemplari che mostrano gradi di riduzione.

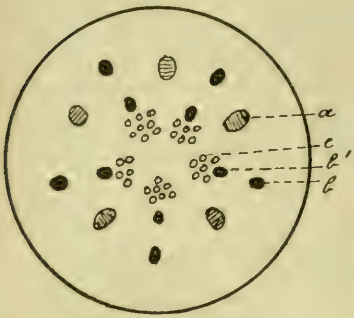
Nei fiori normali in bocciolo e appena schiusi, in sezioni successive dalla base all'apice del ricettacolo fiorale ho notato diverse disposizioni dei fasci che offrono le seguenti figure: l'anello di piccoli fasci uguali in prossimità del picciolo, come nota il prof. Baccarini, da cui si stacca un ramuscolo (x) fig. 1 che va alla brattea; il pentagono con ai vertici fasci maggiori epicalicini

fig. 2 *b* che si allontanano presto, determinando la formazione di un secondo pentagono, con ai vertici fasci pure maggiori *a*), ma epicorollini fig. 3. In un solo ricettacolo ho visto i fasci epicorollini fuoriuscire prima degli epicalicini. Ed è curioso che questo fatto si sia mostrato a me come eccezione, mentre è dominante nei ricettacoli osservati dal prof. Baccarini. Invece dei due pentagoni successivi, può mostrarsi un decagono stellato, coi vertici formati dai fasci epicorollini ed epicalicini che si spostano verso la periferia contemporaneamente.

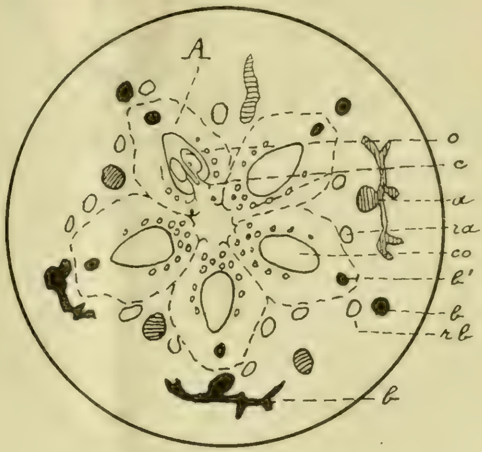


Segue a queste, la figura in cui sono visibili, due cerchie, formate dai fasci grandi *a*) e *b*) che si sono ripiegati all' esterno e da quelli piccoli *c*) che sono rimasti nel centro, separate non molto distintamente, da una zona di tessuto chiaro, fig. 5. Tale figura può essere preceduta da quella riportata nella fig. 4, dove si osserva che i fasci epicorollini *a*) si staccano meno rapidamente dai piccoli di collegamento *c*) i quali si ripiegano un pochino di fronte agli epicalicini che a loro volta si dividono in un fascio *b*) esterno e in uno *b'*) interno. Poi i fascetti *c*) si ordinano in cinque gruppi epicalicini fig. 6, mentre i fasci *b'*) allontanandosi da *b*) si spostano verso il centro per appoggiarsi quasi ai nuovi gruppetti *c*) formati. Intanto in corrispondenza della zona chiara, intermedia

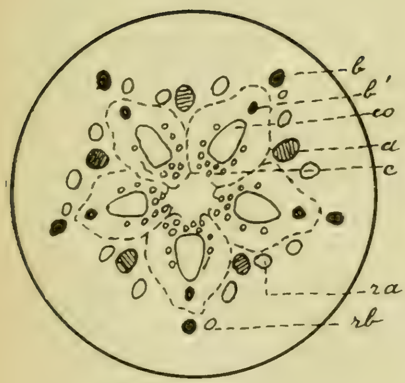
alle due cerchie di fasci prima nominate, compaiono le cavità ovariche *co*) fig. 7, tra i fasci *b'* che di nuovo si spostano verso la periferia e i piccoli fasci *c*) ordinatisi nei cinque gruppi epicalicini. Degno di nota si è l'ordinamento di questi fascetti *c*, che



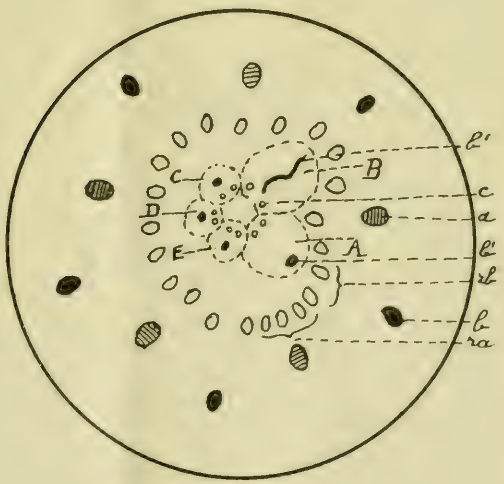
6



8



7



9

è in stretta relazione colla presenza del pistillo. Infatti ho osservato che, mentre nei fiori con sei, sette, otto pistilli rimangono inalterate le figure ad anello, a pentagono calicino e corollino, le figure presentate dai piccoli fasci che rimangono dopo l'allontanamento di *b*) e di *a*), non mantengono più la simmetria pentagonale, ma si ordinano in sei, sette, otto gruppetti, ciascuno dei quali viene a porsi nel centro di fronte la rispettiva cavità ovarica.

Lo stesso avviene nei casi in cui i pistilli vanno riducendosi di numero, poichè i gruppetti dei fasci centrali si riducono mano a mano in questi casi a 4, 3, 2, 1, 0.

Ben presto le cellule intorno le cavità ovariche vanno mostrandosi più piccole e più avvicinate che nel resto della sezione, e determinano cinque zone pericarpiche che ho rilevato con tratteggio nelle figg. 7 e seguenti. In ciascuna di queste zone vengono a porsi il fascio *b'*) e i fascetti *c*) del relativo gruppetto centrale. Il fascio *b'*) si addossa alla parete della cavità ovarica verso la periferia e i fascetti *c*) si dispongono presso la cavità ovarica stessa, parte lateralmente, parte verso il centro in direzione opposta a *b'*) fig. 7. Il fascio *b'* innerva l'ovario, lo stilo, lo stigma; quindi si vede seguire la cavità ovarica, ripiegarsi sopra di essa e penetrare nello stilo, nelle figure 7, 8, 9 che rappresentano sezioni dei ricettacoli con i pistilli tagliati quasi alla base nella fig. 7, a metà circa dell'ovario nella fig. 8, all'apice dell'ovario stesso nella fig. 9. Quest'ultima figura poi, mostrando una sezione un po' obliqua all'apice ricettacolare, mette in rilievo in *A*, la sezione di un pistillo appena oltrepassata la cavità ovarica, con il fascio *b'* ancora alla periferia; in *B*, rileva la sezione di un altro pistillo più vicina alla superficie della coppa ricettacolare, con il fascio *b'* che si ripiega verso il centro sulla curvatura superiore dell'ovario per gettarsi nello stilo; in *C*, *D*, *E* tre pistilli sezionati alla base degli stili con i rispettivi fasci *b'* tutti centrali.

Dei fascetti *c*, i laterali innervano le pareti dell'ovario e si esauriscono in esse, i centrali terminano in parte nelle placente e negli ovuli, in parte, due soli, proseguono nello stilo coi fasci *b'*.

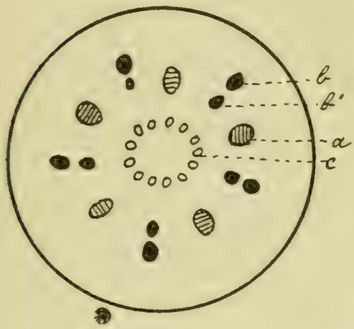
Alcuni casi però si allontanano dal comportamento descritto, poichè in essi ho notato che il fascio *b'* non entra nella zona pericarpica del pistillo, ma vi rimane semplicemente addossato dorsalmente, senza innervarlo e andando a terminare negli stami come succede di regola nel nespolo di Longo.

Quindi il fascio *b'* non è strettamente legato alla presenza del pistillo, sebbene, come vedremo in seguito, esso persista a lungo nei residui pericarpici di alcuni individui allo stadio di forte riduzione nel numero e nelle parti costitutive del pistillo.

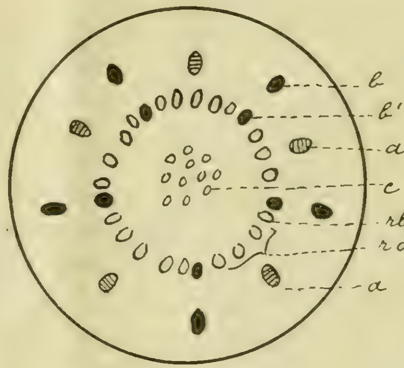
E appoggiano tale affermazione pure i casi osservati con numero di pistilli maggiore di cinque, poichè in essi i pistilli soprannumerari, che sono sempre epicorollini, non epicalicini come i cinque normali, vengono innervati, dorsalmente da ramificazioni del fascio epicorollino *a*, che si divide nello stesso modo di *b*) nel maggior numero dei casi.

I fasci epicalicini ed epicorollini subiscono minori variazioni nel loro decorso. Appena compaiono le zone pericarpiche essi si dispongono perifericamente ad esse, fig. g-7, gli epicorollini *a*) incuneati fra una zona pericarpica e l'altra, gli epicalicini *b*) posti dorsalmente ad ogni zona, sempre però immersi nella polpa ricettacolare.

Gli uni e gli altri si dividono ripetutamente; le ramificazioni di *a*) si addossano dapprincipio tutte sui fianchi delle zone posteriormente ad *a*, le ramificazioni di *b*), poche, si addossano alle zone pericarpiche mantenendosi ai lati di *b*, molte, vanno alla periferia, dove si riuniscono con le ramificazioni dei fascetti staccatisi mano



10



11

a mano primitivamente dalle figure centrali suddescritte e completano con esse una cerchia di piccoli fasci sotto l'epidermide.

Quando le zone pericarpiche si vedono impiccolire nelle sezioni vicine all'apice ricettacolare, i fasci *ra*) derivati da *a* e quelli *b*) derivati da *rb* si dispongono in circolo fig. 9 e vanno a terminare negli stami.

Nei petali vanno a terminare i fasci epicorollini *a*, dopo essersi piegati rapidamente verso la periferia quando scompaiono nelle sezioni le cavità ovariche. I sepali vengono invece innervati dai fasci *b* e dai fascetti che formano circolo sotto l'epidermide.

Osserviamo ora ciò che avviene nei giovanissimi ricettacoli del nespolo di Longo.

Nelle prime sezioni, fino a quelle rappresentate dalla fig. 5 nei fiori normali, si nota una perfetta corrispondenza; solamente la zona di tessuto chiaro interposta alle due cerchie di fasci concentrici, è più evidente nel nespolo di Longo, fig. 10, e pure la fig. 4 non sempre chiara nei fiori normali, è qui raramente avvertita.

Anche nei fiori del nespolo di Longo quindi, come in quelli normali, i fasci epicalicini *b*) si dividono in uno esterno *b*) e in uno interno *b'*) fig. 10. Ciò sembrerebbe in contraddizione con le osservazioni del professore Baccarini, il quale rileva che questi fasci non si dividono nel nespolo apireno, ma tale contraddizione non esiste, poichè realmente negli esemplari che appena sfioriti cadono, per la formazione di un anello di sughero sul punto d'inserzione del loro peduncolo sui rami, in numero assai maggiore di quelli che rimangono sulla pianta e ingrossano il ricettacolo, i fasci epicalicini, ripiegandosi alla periferia non si dividono, o se si dividono, le due nuove parti rimangono generalmente avvicinatissime fra loro, assumendo la forma di otto.

La divisione dei fasci epicalicini *b*) sembra perciò legata piuttosto al fatto della maturazione della coppa ricettacolare, che alla assenza dei pistilli, quindi non determina nessuna differenza tra il nespolo normale e il nespolo apireno di Longo.

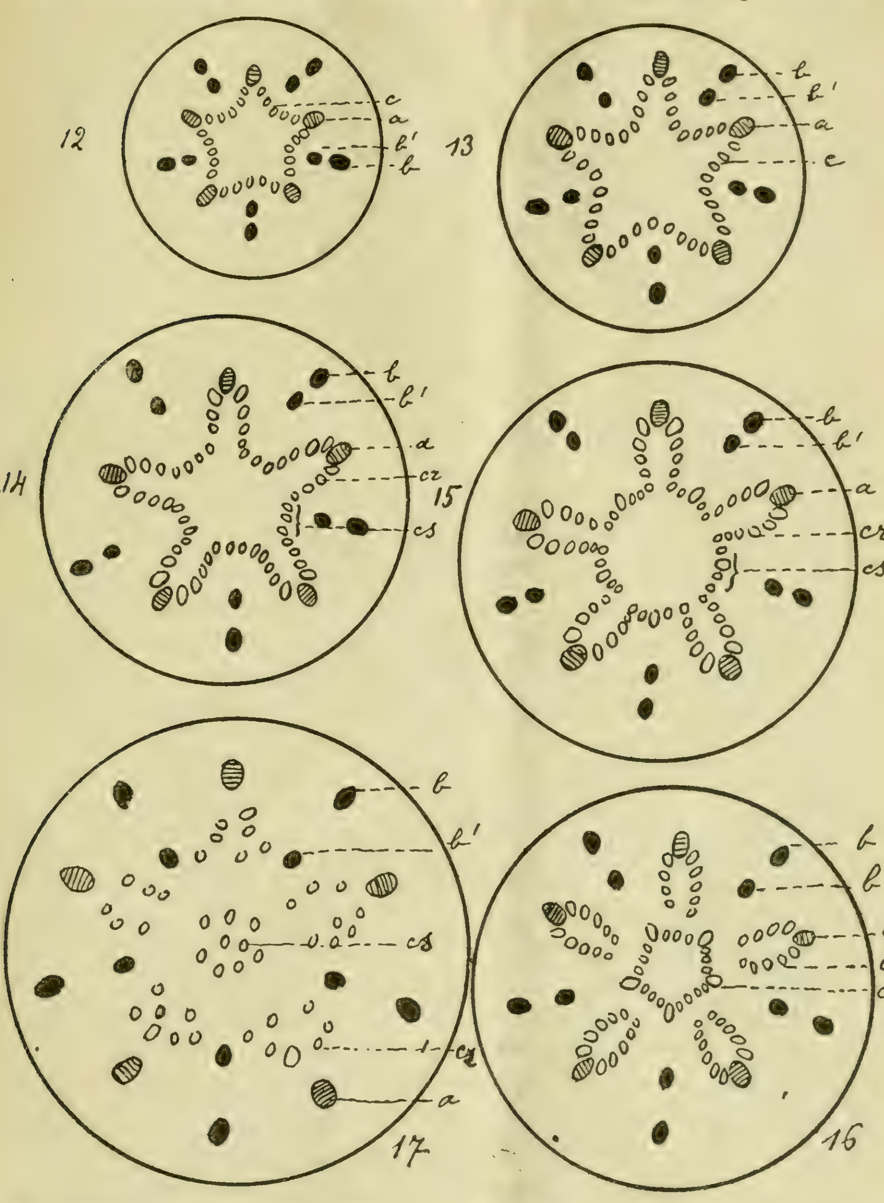
In seguito, i fascetti *c*) ordinati in circolo nella fig. 10, mano a mano si disordinano nel centro del ricettacolo, per terminare infine negli stami centrali fig. 11. Non appare mai traccia di cavità ovariche e di zone pericarpiche nella polpa ricettacolare, ma i fasci epicalicini ed epicorollini ramificandosi come nel nespolo normale entrano, allo stesso modo che in questo, rispettivamente nel calice e nella corolla. Di conseguenza gli stami periferici sono innervati ugualmente da ramificazioni di *a*) e di *b*) che si dispongono subito in circolo (fig. 11), assieme però in linea generale al fascio *b'*) staccato dall'epicalicino, che va invece al pistillo nel nespolo normale.

Si deve dunque concludere che, fatta eccezione dei fasci pistilliferi legati alla presenza del pistillo e di quelli staminiferi legati alla presenza degli stami centrali, oltre l'innervazione diversa del fascio *b'* derivato dall'epicalicino, tutto è identico nei due nespoli.

Seguiamo adesso il percorso dei fasci nei fiori a corolla patente e caduta, ma prima nel nespolo di Longo poi in quello normale, perchè nel nespolo apireno di Longo per l'assenza dei pistilli, le figure che si ripetono nei fiori normali pistilliferi, sono più evidenti e più a lungo rappresentate da diverse sezioni.

Verso la base del ricettacolo, in prossimità del peduncolo, le disposizioni dei fasci, per entrambi questi nespoli sono le stesse, e uguali a quelle già descritte per i giovanissimi fiori, perciò non le ripeto. Poi, mentre nei fiori giovani del nespolo apireno, il distacco dei fasci epicorollini *a*) avviene rapidamente come per

gli epicalicini *b*), tanto che si forma subito la fig. 10 con una zona larga di tessuto chiaro fra le due cerchie di fasci *a*) *b*) e *c*), nei fiori più adulti questa figura non si osserva e i fasci epicorollini,



ripiegandosi all'esterno lentamente, sembra che trascinino seco una parte dei piccoli fasci di collegamento.

Si viene così a dar origine prima ad un pentagono coi lati ricurvi, fig. 12, poi ad una stella a larghe braccia triangolari raf-

figurante quasi un'asteria (stella di mare) e che perciò ho chiamato stella asteroide fig. 13, infine ad una stella a braccia ristrette collegate da piccoli lati di pentagono, raffigurante invece un' Ofiuride, e che perciò ho contraddistinto col nome di stella ofiuroide, fig. 14, differenziando nella figura con *cr*) i piccoli fasci costituenti i raggi della stella ofiuroide, con *cs*) quelli costituenti i lati del pentagonetto della stella stessa. Mentre ciò avviene, i fasci epicalicini si dividono in due, qualche volta pure in tre fasci, che non si allontanano tanto fra loro, pur spostandosi verso la periferia, e i fasci epicorollini non si distaccano dai raggi della stella ofiuroide, la quale va accentuando i lati di pentagono per l'accrescimento graduale dei fasci *cs*) fig. 15 e il restringersi, alla base, delle cinque braccia.

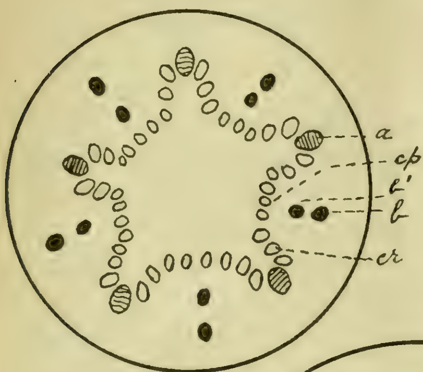
Ben presto però il pentagonetto legato alla stella coi vertici epicorollini aperti sulle braccia della stella stessa si chiude, e viene, per l'ingrossamento di un fascio mediano ad ogni lato del pentagonetto, a portare i suoi vertici di fronte ai fasci epicalicini, rimanendo del tutto indipendente dai raggi o braccia della stella ofiuroide che assumono allora la forma di ellissi, fig. 16.

In sezioni dell'apice ricettacolare, si nota che il pentagonetto centrale disordina poi i suoi fasci, fig. 17, per gettarli negli stami centrali, e che nelle ellissi, mentre i fasci epicorollini si allontanano da esse, i fascetti si disordinano prima, fig. 17, ma poi si dispongono in cerchia per gettarsi negli stami periferici colle ramificazioni *b'*) dei fasci *b*).

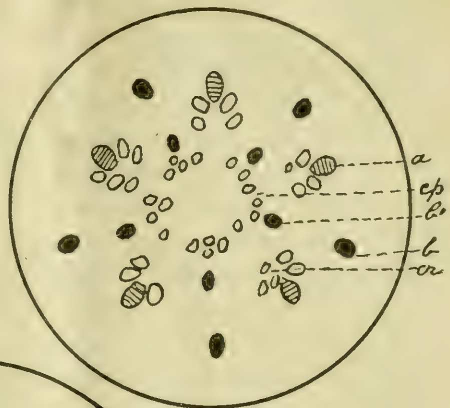
Nei sepali e nei petali penetrano, come ho notato nei giovanissimi fiori, senza variazioni, rispettivamente i fasci *b*) ed *a*).

Pure nei fiori normali a cinque pistilli con corolla patente e caduta, come nei fiori del nespolo apireno, la fig. 5 non si rende manifesta e dopo le prime solite disposizioni dei fasci, si passa dalla fig. 4 di pentagono a braccia ricurve, a quella di stella asteroide, e da questa molto rapidamente, tanto che in certi fiori essa non riesce ad essere afferrata, alla figura di stella ofiuroide, fig. 18. Ma i raggi della stella ofiuroide che nel nespolo di Longo sono accentuati e persistono per un tempo assai lungo, qui si mostrano alquanto più corti e si perdono abbastanza presto per la comparsa delle zone pericarpiche dei pistilli. Intanto i piccoli fasci dei lati della stella ofiuroide che qui ho differenziati con *cp*), essendo i fiori pistilliferi, vicinissimi ai fascetti *b'* fig. 19, vengono ordinandosi in cinque gruppetti, dai quali poi i fasci *b'* si riallontanano per dar posto alle cavità ovariche, fig. 20, e alle rispettive zone pericarpiche. Comparse queste, i fasci *b*) ed *a*) vi si dispon-

gono a ridosso, coi fascetti *cr*) delle brevi ellissi corolline, e colle nuove ramificazioni di *a*) e di *b*), che si separano dai fasci *a*) quando



18



19



20



21



22

essi piegano alla periferia per gettarsi nei petali, e che si ordinano in circolo al momento di entrare negli stami.

In seguito tutto procede come si è visto nei giovani ricettacoli.

Quindi nei ricettacoli del nespolo apireno di Longo e di quello normale a corolla patente e caduta oltre le uguaglianze dei primi stadi, rileviamo l'uguaglianza delle disposizioni dei fasci a pentagono ricurvo, a stella asteroide, a stella ofiuroide, proprie del solo stadio più avanzato.

Concludo perciò:

1° Che l'ordinamento e l'innervazione dei fasci nei ricettacoli del nespolo normale e in quelli del nespolo apireno di Longo è identico, fatta eccezione per i fascetti centrali che si disordinano e innervano gli stami centrali nel nespolo di Longo, si raggruppano ordinatamente e innervano i pistilli nel nespolo normale;

2° che l'ordinamento dei fasci nei ricettacoli adulti non si presenta identico a quello dei giovani ricettacoli, tanto nel nespolo normale quanto in quello apireno di Longo, perchè negli stadi più avanzati si delineano, dopo le figure ad anello, a pentagono calicino e a pentagono corollino, le figure a stella asteroide ed ofiuroide proprie degli stadi più adulti;

3° il fascio epicalicino si divide, sia nel fiore normale che in quello del nespolo di Longo, e il fascio interno che ne deriva innerva sempre gli stami nel nespolo apireno, innerva generalmente il pistillo nel nespolo normale. Ma esso non è legato alla presenza del pistillo, poichè questo alle volte è innervato solamente dai fascetti centrali, alcune altre da una ramificazione del fascio epicorollino;

4° le differenze essenziali che ho potuto rilevare nelle sezioni dei ricettacoli fra i due tipi di nespolo stanno: 1° nella presenza, nei ricettacoli con noccioli, della cavità ovarica colla relativa zona pericarpica e cogli ovuli; nell'assenza completa di ogni traccia di pistillo nel nespolo apireno di Longo: 2° nella presenza in questo nespolo di fascetti centrali staminiferi, di fascetti centrali pistilliferi nel nespolo con noccioli.

Secondariamente si nota che l'alternarsi delle figure proprie dei singoli stadi è più rapido nel nespolo normale, e che in esso i raggi della stella ofiuroide sono sempre meno sviluppati che nel nespolo apireno di Longo.

Stabilito ciò ho seguite le mie osservazioni su esemplari con numero di pistilli minore di cinque fino a zero. Ho notati diversi casi con gradi di riduzione e di passaggio al nespolo apireno di Longo, ma illustrerò solo quelli che presto e meglio rilevano pure nel decorso dei fasci l'origine graduale di questo nespolo da quello normale.

Ho già rilevato che nelle sezioni dei ricettacoli con pistilli

completi e normalmente sviluppati, i piccoli fasci *c*) derivati dai lati del piccolo pentagono della stella ofiuroide, si ordinano in cinque gruppi di fronte alle rispettive cavità ovariche, verso il centro, per innervare il pistillo.

Quando questo comincia a presentare gradi di riduzione, ossia, quando comincia a mostrare l'ovulo sviluppato male o non sviluppato affatto, perde in seguito la cavità ovarica, lo stilo, riduce il pericarpo, anche il decorso dei fasci nella polpa ricettacolare subisce variazioni.

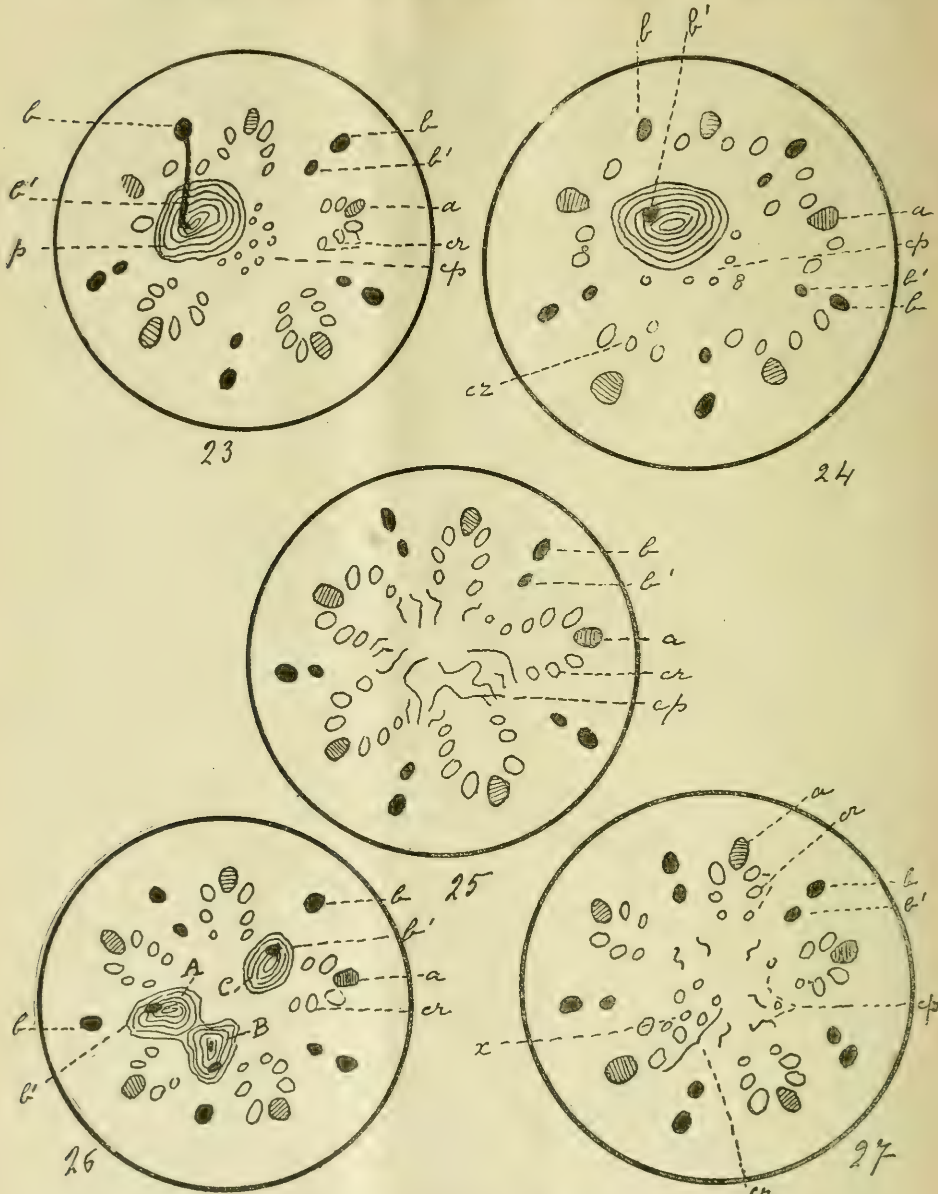
E tali variazioni s' iniziano colla perdita di alcuni lati α e β del pentagonetto della stella ofiuroide, perchè i fasci che li costituiscono, invece di aggrupparsi come nei fiori normali a cinque pistilli, si ripiegano verso i fascetti dei lati γ, δ, ε, fig. 21, dei pistilli residuali, confondendosi con essi, e con essi raggruppandosi di fronte le loro rispettive cavità ovariche superstiti, fig. 22. Ho osservato ciò in un fiore coi pistilli ridotti a tre e cogli ovuli andati a male.

Poi i fascetti pistilliferi, come si riscontra in un caso di maggior riduzione, cioè in un fiore con un solo pistillo, si portano nel centro della polpa ricettacolare, senza raggrupparsi fig. 23, e disordinandosi si pongono più o meno presso l' indurimento legnoso del pericarpo sviluppato *p*) ma privo di cavità ovarica, senza però far parte intrinseca di esso. Ciò risulta dalla disposizione sparsa ed esterna all'alone, dei fascetti stessi anche all'apice ricettacolare, fig. 24.

Caratteristico è qui il comportamento del fascio *b'*, il quale, mentre si sta differenziando la zona pericarpica, in questo caso anormalmente nella regione epicorollina, rapidamente si sposta dalla regione epicalicina dove si trova il fascio *b* da cui era staccato, verso la regione epicorollina, per innervare ancora il residuo pericarpico, fig. 23 e fig. 24.

Questa persistenza nell'innervazione del residuo pericarpico col fascio *b'*, accentuata dallo spostamento del fascio stesso verso la regione epicorollina dove si trova sviluppato il pericarpo, mentre dimostra la forte tendenza che ha il fascio *b'* ad innervare il pistillo, non dimostra però la necessità che il pistillo ha di essere innervato dal fascio *b'*. Poichè, come ebbi già occasione di rilevare, ho osservato parecchie volte pistilli normalmente e completamente sviluppati non innervati affatto dal fascio *b'*, che andava agli stami come nel nespolo di Longo, o innervati, se soprannumerari, da ramificazioni del fascio epicorollino, che si comportava in essi perfettamente come l'epicalicino.

Infine, in un fiore con due pistilli con stilo ridotto senza stigma e pericarpo più ridotto che nel caso precedente, e con un terzo



pistillo senza stilo, rilevato appena al microscopio da una masserella di cellule simili a quelle degli aloni pericarpici, i fascetti pistilliferi *cp*) si perdono completamente, perchè appena si forma la stella ofiuroide, i fascetti dei lati del suo piccolo pentagono si

ripiegano subito tutti verso il centro dove si esauriscono, fig. 25, isolando i raggi della stella ofiuroide, che si mostrano sviluppati come nei ricettacoli del nespolo di Longo (fig. 26).

Scomparsi, in seguito alla riduzione quasi al massimo grado dei pistilli, i fascetti che ne innervano le pareti, le placente, gli ovuli, rimangono nella polpa ricettacolare i soli residui del pericarpo innervati dai fasci *b'*, che nei raggi dove non esistono tracce di pistillo sono avvicinati a *b* e vanno agli stami periferici.

In ultimo, colla scomparsa nei ricettacoli fiorali del nespolo normale, della più lontana traccia del pistillo, si giunge ad una



28



29

corrispondenza perfetta coi ricettacoli fiorali del nespolo di Longo, poichè nelle sezioni dei fiori e dei falsi frutti perfettamente staminiferi ed apireni, si osservano le medesime figure già descritte per il nespolo di Longo. Non esistendo però, negli esemplari da me osservati, gli stami centrali, le fig. 14 e 15 appartenenti al nespolo apireno di Longo, si ripetono senza i fascetti (*cs*) dei lati della stella ofiuroide, e la fig. 16 senza il pentagonetto centrale, formato esclusivamente dai fascetti staminiferi del centro. Ciò si riscontra nella fig. 29 che rappresenta la sezione del fruttino nettamente apireno descritto a pag. 66 colla superfice della coppa ricettacolare ancora pelosa nel centro, ma senza aureola gialla e senza stami centrali. Le medesime figure ho riscontrate sezionando un altro fruttino con la superfice della coppa ricettacolare perfettamente glabra e bianca come è nel nespolo di Longo, ma ancora senza stami centrali.

Ho però rilevato il fatto della migrazione degli stami dalla periferia verso il centro; e benchè esso mi si sia presentato raro,

pure non l' ho voluto trascurare nello studio del decorso dei fasci. Le fig. 27 e 28 rappresentano due sezioni di uno di questi fiori, con un unico pistillo ridotto al solo pericarpo che ha perduta la cavità ovarica, e uno stame a metà distanza fra gli stami periferici e il centro della coppa ricettacolare. Nella prima, fig. 27, si osserva che la stella ofiuroide si presenta come in ogni ricettacolo con pistilli in via di riduzione, e cioè coi lati del pentagonetto centrale che vanno esaurendosi, isolando i raggi della stella stessa, e coi fasci *b'* ripiegati verso la periferia per innervare gli stami periferici.

Dei raggi della stella però, quattro sono normalmente sviluppati, uno si mostra maggiore degli altri, perchè alcuni suoi fasci sono sviluppati verso il centro della polpa ricettacolare. Nella fig. 28 che rappresenta una sezione verso l'apice ricettacolare si osservano: il residuo del pericarpo *p*) che non è innervato come nei casi precedenti dal fascio *b'*; i raggi normali della stella ofiuroide che hanno disordinati i loro fasci *cr*) vicino all'epicorollino *a*) per gettarli negli stami periferici; il raggio più sviluppato, dove si vedono i fascetti *x*) che innervano lo stame migrante. Mi sono perciò convinta che sono questi fascetti, che migrati verso il centro vi rimangono, prendendo il posto dei fascetti *cp*) scomparsi dei lati della stella ofiuroide, e riformando, quando gli stami migranti sieno diversi e in corrispondenza non di uno solo ma di tutti i raggi della polpa ricettacolare, un pentagonetto, quello che si vede nei fiori del nespolo apireno di Longo e che è *staminifero*, diverso per origine da quello proprio dei fiori pistilliferi; perchè deriva primitivamente dai fascetti dei raggi della stella ofiuroide, innervanti normalmente gli stami periferici, non dai fascetti dei lati della stessa stella, come il pentagonetto pistillifero. Di conseguenza non esiste relazione fra gli stami centrali del nespolo apireno di Longo e i pistilli dei fiori normali, e quegli stami centrali che mostrano delle apparenti somiglianze coi pistilli, come quelli che presentano il filamento rigonfio e la formazione papillosa all'apice, non rappresentano affatto l'accenno o il residuo dei pistilli del nespolo normale, come riteneva il prof. Baccarini. Esiste invece corrispondenza fra gli stami centrali e gli stami periferici del nespolo apireno, perchè questi e quelli sono innervati originariamente dagli stessi fascetti dei raggi della stella ofiuroide. Inoltre la disposizione a pentagono dei fascetti *cs*) degli stami centrali nel nespolo apireno di Longo viene ad essere secondaria, rispetto a quella dei fascetti *cp*) del nespolo normale, perchè si mostra dopo la scomparsa di questa, al suo posto stesso.

È quindi tolto anche il dubbio espresso dallo stesso prof. Baccarini, sulla possibile corrispondenza dei fasci delle ellissi corolline nel nespolo apireno di Longo, con i fasci che contornano le cavità ovariche nel fiore normale, perchè si è già visto che i primi sono i fascetti dei raggi della stella ofiuroide, i secondi derivano invece dai lati del piccolo pentagono della stella stessa. E l'ipotesi del probabile spostamento a destra e a sinistra dei fascetti centrali verso il fascio epicorollino nel nespolo apireno di Longo invece che verso il fascio epicalicino come nel nespolo normale, viene esclusa, poichè ho notato che i fasci delle ellissi corolline ossia dei raggi della stella, esistono, benchè diversi di numero, di fronte ai petali, sia nel nespolo normale che nel nespolo apireno di Longo; e che i fasci delle pareti ovariche, esaurendosi a mano a mano nel pistillo normale e perdendosi completamente nei pistilli in riduzione, non compaiono più affatto nei fiori staminiferi.

Da quanto ho sopra esposto le conclusioni a cui mi sembra di poter giungere sono le seguenti:

1° I fiori del nespolo apireno di Longo sono sempre apireni; quelli degli altri nespoli presentano normalmente cinque pistilli; vicino a questi fiori normali con cinque pistilli vi sono da un lato (nel nespolo mostruoso) fiori che giungono fino a 13 pistilli, dall'altro fiori che gradatamente perdono tutti i pistilli fino a 0.

2° Nei diversi stadi di sviluppo le posizioni dei fasci in una stessa sorta di nespolo sono alquanto diverse, ma nelle loro linee generali in stadi corrispondenti, rispettivamente si corrispondono nel nespolo apireno di Longo, nel nespolo d'Olanda e in quello avuto col nome di apireno.

3° Le differenze che pur tuttavia si manifestano nel decorso dei fasci tra il nespolo a cinque pistilli e quello apireno si rivelano: 1° nella presenza delle zone pericarpiche colle relative cavità ovariche e cogli ovuli nei ricettacoli del nespolo normale, nell'assenza di ogni traccia di pistilli nel nespolo apireno di Longo; 2° nella disposizione dei fascetti centrali, disordinati e staminiferi nel nespolo apireno di Longo, ordinati e pistilliferi nel nespolo normale.

4° Tra il decorsó dei fasci nel nespolo di Longo e il decorso dei fasci nel nespolo normale si notano tutti i gradi di passaggio, dati: 1° dallo spostamento dei fascetti dei primi pistilli scomparsi, verso i gruppi ordinati dei fasci dei pistilli ancora completi, ma con ovuli andati a male; 2° dal disordinamento dei fascetti pistilliferi, presso il pericarpo senza cavità ovarica dei pistilli ridotti

superstiti; 3° dalla scomparsa totale dei fasci pistilliferi in relazione colla riduzione massima delle parti del pistillo, e dalla fuoriuscita graduale del fascio *b'* dall'alone del pericarpo, finchè, scomparso lo stilo e ridotto quasi totalmente il pericarpo stesso, esso giunge alla periferia dove innerva gli stami periferici come nel nespolo di Longo; 4° dalla migrazione verso il centro dei fascetti dei raggi della stella ofiuroide in relazione colla migrazione degli stami, per la costituzione del piccolo pentagono staminifero del nespolo di Longo.

5° i fascetti che ordinandosi in cinque gruppi vanno ai pistilli nel nespolo normale, non corrispondono ai fascetti che disordinandosi vanno agli stami centrali, nel nespolo apireno di Longo; perchè i primi derivano dai lati del primitivo piccolo pentagono della stella ofiuroide, i secondi derivano invece dai lati del pentagono che ha origine secondariamente dai fascetti dei raggi della stella ofiuroide, e che secondariamente viene a prendere il posto del primitivo pentagonetto pistillifero scomparso colla perdita dei pistilli.

6° Non esiste quindi nessuna corrispondenza fra gli stami centrali del nespolo di Longo e i pistilli del nespolo normale. Esiste invece una relazione tra gli stami periferici e gli stami centrali del nespolo di Longo, poichè questi derivano da quelli per migrazione, e sono innervati da fasci che derivano per entrambi dai raggi della stella ofiuroide.

7° Le nuove osservazioni confermano quindi l'origine del nespolo apireno di Longo dal nespolo normale: che questa origine ha avuto luogo per graduale riduzione di tutte la parti costitutive del pistillo e del numero dei pistilli e per migrazione di alcuni degli stami verso il centro: che il nespolo apireno di Longo è semplicemente staminifero.

Roma, R. Istituto Botanico, luglio 1920.

Contributo alla distribuzione geografica e all'ecologia dello « Scolopendrium hybridum » Milde.

di G. Lusina

Lo *Scolopendrium hybridum* è noto di poche località delle isole di Lussin e di Arbe nel Quarnero e di un paio di scogli vicini. Data la sua rarità, mi sembra opportuno pubblicare una nuova località ed alcuni cenni ecologici più estesi di quelli forniti dall' Haračić (1). Nei mesi di settembre e di ottobre del 1919 nelle mie escursioni nell' isola di Lussin ebbi occasione di osservare e di raccogliere molti esemplari di *Scolopendrium hybridum* in tre differenti località: Valdarche, Velastraza e Lussinpiccolo. Nelle due prime è stata già raccolta dall' Haračić. La stazione di Lussinpiccolo è costituita da muri di pietra calcarea di una casa diruta vicinissima alla riva del mare nel porto di Lussinpiccolo - alla costa orientale del porto, non lungi dal cantiere navale - tanto che il muro volto verso il mare viene bagnato alla base dall' alta marea e viene spruzzato dalle onde. Il fondo racchiuso dai quattro muri è un cumulo di terriccio, ove prospera magnificamente e quasi esclusivamente la *Suaeda maritima* Dum. Sul muro volto al mare non trovai alcuna pianta, mentre sugli altri volti a nord e ad ovest trovai nelle fessure parecchi esemplari di *Scolopendrium hybridum*, piccoli però e molto sofferenti per la siccità estiva oltre che per l' aridità della stazione (le fronde maggiormente danneggiate dalla siccità piegano il margine e l'apice della lamina verso la pagina superiore, assumendo una colorazione giallo-bruna e una consistenza cartacea fragile).

(1) Haračić A. *L' Isola di Lussin.* Lusinpiccolo, 1905.

Idem. *Ueber das Vorkommen einiger Farne auf der Insel Lussin.* Verh. k. k. zool.-bot. Gesellsch. Wien, 1893, pag. 207.

Idem. *La felce dubbia di Lussino scoperta di nuovo.* Glasnik hrv. naravosl Društva. VII. Zagreb 1892, pag. 320.

Lo *Scolopendrium hybridum*, da quanto vidi specialmente in questa stazione, non presenta disposizioni sì spiccatamente xerofile come altre Polipodiacee della regione sempreverde (*Cheilanthes* sp., *Ceterach officinarum* Willd.), basti dire che del fittissimo rivestimento squamoso alla pagina inferiore della fronda del *Ceterach*, che serve egregiamente a riparare questa Felce dai danni, che altrimenti le arrecherebbe il periodo caldo e secco che caratterizza la regione mediterranea sempreverde, non esiste nello *Scolopendrium hybridum* se non un accenno affatto insufficiente a questo scopo, quantunque gli esemplari dei punti più aridi siano più densamente vestiti inferiormente, specie lungo il nervo mediano e quantunque si osservi in questi esemplari, spesso, i sori tanto espansi e confluenti da coprire quasi completamente la pagina inferiore della fronda; però, considerando che questo fenomeno avviene nell' ultimissimo stadio di sviluppo della fronda, non si può ritenere questo carattere come adattamento xerofilo nel vero senso della parola, e quindi si osserva che, mentre le fronde del *Ceterach*, solo apparentemente disseccate d' estate, si distendono e riprendono l' aspetto normale dopo le prime piogge autunnali, le fronde dello *Scolopendrium hybridum* seccano completamente, cioè periscono d' estate, nei punti più aridi, talvolta anzi prima di aver portato a maturità gli sporangi.

Il comportamento dello *Scolopendrium hybridum* nella stagione secca partecipa dei fenomeni presentatici dal *Ceterach officinarum* Willd. da una parte e dal *Polypodium serratum* Willd. dall' altra: infatti, durante il periodo estivo le fronde dello *Scolopendrium* dopo aver portato a maturanza le spore, si seccano o completamente come nel *Polypodium serratum*, oppure si seccano solo apparentemente come nel *Ceterach officinarum*. L' avverarsi del primo piuttosto che del secondo fenomeno dipende dalla maggiore o minore aridità della stazione. Però, se si considera che nel periodo estivo il maggior numero degli esemplari viventi nelle stazioni aride (strette fessure di rocce e di muri, specialmente se esposti al sole) è quasi completamente seccato e anzi spesso con meschina sporificazione e che in queste stazioni gli esemplari si presentano in forme rachitiche e molto sofferenti, mentre nelle stazioni meno aride (terriccio tra i massi dei muri a secco ombrosi, fessure di rocce ombrose con abbondante humus) questa Felce si presenta in forme rigogliose, lussureggianti in confronto alle suddette e riccamente sporificate, non si potrà affermare di fronte a tale contrasto che questa sia una felce xerofila, come un *Ceterach officinarum* Willd. o una *Cheilanthes fragrans* Webb.

et Berth.; ma si dovrà dire che è una pianta mesotermica-mesoigrofila o magari, come la maggioranza delle Felci, mesotermica-igrofila.

In questa stazione però non tutti gli esemplari presentavano identici caratteri, chè oltre ad esemplari della forma typica Haračić (lobi laterali della lamina ben marcati almeno nella metà basale della fronda) trovai esemplari di due altre forme e precisamente di una forma che si potrebbe chiamare *subintegra* (1) e caratteristica dei punti più aridi (fronde di grandezza mediocre o piccole, strettamente lanceolate, a lobi basali manifesti, però non staccati dal resto della lamina nel loro contorno superiore; il resto del margine della lamina intero o quasi) e di un'altra che si potrebbe dire *umbrosa* e analoga a quella che presentano altre Polipodiacee (*Asplenium Trichomanes* L. ecc.), caratteristica dei punti più ombrosi e riparati (fronde di grandezza mediocre o più spesso piccole di consistenza delicata di colore verde chiaro a lamina ovato-cordata ad apice ottuso o arrotondato coi due lobi basali indistinti, perchè fusi completamente col resto della lamina, lobi del restante margine pure affatto assenti, ossia fronde a margine intero o leggerissimamente ondulato).

I sori in questa forma sono pochi e piccoli. Per essere queste fronde sporificate si distinguono come forma propria dalle fronde giovanili di esemplari tipici, fronde che per tutti gli altri caratteri concordano con la f. *umbrosa*.

La f. *umbrosa* dello *Scolopendrium hybridum* sarebbe molto simile allo *Scolopendrium breve* Bertol., forma giovanile dello *Scolopendrium Hemionitis* Cav.

Però fra queste tre forme si trovano non rari passaggi, nel senso che tra le fronde di un esemplare della f. *typica*, per esempio, si trovano una o due fronde della f. *subintegra* o della f. *umbrosa*, o in esemplari della f. *subintegra* trovansi alcune fronde appartenenti alla f. *typica*, e che esistono nei varî esemplari - come osservava pure l'Haračić - molte forme intermedie colleganti queste tre forme - ed altre che ancora si potranno stabilire o scoprire -; quindi queste tre forme rappresentano l'estremo delle innumeri variazioni morfologiche offerteci da questa pianta sottoposta ad innumeri variazioni ambientali e quindi più che una realtà possono considerarsi un artifizio col quale diamo alla nostra

(1) Anche l'Haračić accenna a questa forma in Verh. K. K. Zool.-botan. Gesellschaft, Wien vol. 43, pag. 211. Vi corrisponde circa la fronda più piccola della figura data dal Milde in Verh Zool.-bot. Ges. XIV, Tav. XVIII.

mente dei punti d'appoggio, onde poter abbracciare l'infinita multiformità che ci presenta la natura.

I soci dello *Scolopendrium hybridum* (cioè le piante crescenti sul medesimo substrato e vicinissime alla Felce in discorso, cioè entro il raggio di 1-2 m.) in questa stazione erano pochi di specie e di individui e anch'essi sofferenti per la siccità: *Ceterach officinarum* Wild. in esemplari piccoli, solo in parte sporificati, *Asplenium Trichomanes* L. idem, *A. ruta-muraria* L. in esemplari piccoli bene sporificati, *Picridium vulgare* Desf., *Parietaria diffusa* M. K. molto abbondante, *Scleropoa rigida* Griseb.

In questa stazione osservai che dopo le prime piogge seguenti al periodo secco, avvenute nella seconda metà di settembre anche in questa Felce si nota una ripresa di attività analogamente a quanto si osserva molto bene nel *Ceterach officinarum* Willd. e nell'*Asplenium Trichomanes* L., cioè le fronde non del tutto perite si ridistendono ed assumono un aspetto molto più florido.

Ciò notai pure nella stazione di Valdarche. Questa stazione è costituita da strette fessure di rocce calcaree e da muri a secco di pietra calcarea aventi tra masso e masso più o meno abbondante quantità di terriccio (per lo più terra rossa). È posta a circa 15-20 m. sul livello del mare e ad una distanza orizzontale dal mare di circa 10-30 m. Gli esemplari esposti all'aria e al sole erano piccoli e in gran parte secchi e appartenevano alla forma *subintegra*, mentre gli esemplari più riparati, specialmente quelli posti alla base dei muri a secco e nascosti da fitti festoni di *Smilax aspera* L., *Rubus ulmifolius* Schott, *Parietaria diffusa* M.K., *Agropyrum repens* var. *litorale* Dum., erano, anche prima delle piogge settembrine, verdeggianti e d'aspetto molto florido ed in genere molto grandi e appartenenti alla f. *typica* e nelle cavità più riposte trovai varî esemplari della f. *umbrosa*. Della f. *typica* trovai esemplari in tutti gli stadi di sviluppo da certi appena spuntati fino ad altri magnificamente sporificati. Questa stazione è compresa tra la vegetazione alofila che orna le rupi e le pendici prossime al mare e la macchia mediterranea sempreverde, che, più o meno rovinata dall'azione dell'uomo, s'afferma ancora potente sulle pendici di questi colli. In questa località lo *Scolopendrium* ha per soci (intesi sempre nel senso più su esplicato): *Parietaria diffusa* M. K., *Geranium purpureum* Vill., *Plantago lanceolata* L., *Linaria litoralis* Bernh., *Lepidium graminifolium* L., *Melica nebrodensis* Parl., *Hypericum perforatum* L. var. *veronense* Schrank., *Picridium vulgare* Desf., *Thymus dalmaticus* Freyn, *Tunica Saxifraga* Scop., *Satureja Nepeta* Scheele var. *subnuda*

Host, *Helichrysum angustifolium* D. C., *Viola* sp., *Picris hieracioides* L., *Sesleria elongata* Host, *Agropyrum repens* P. B. var. *litorale* Dum., *Bromus erectus* Huds., *Dactylis hispanica* Roth., *Crepis neglecta* L., *Avena barbata* Brot., *Brachypodium* sp., *Lactuca saligna* L., *Convolvulus arvensis* L., *Silene vulgaris* Garcke, *Sedum mite* Gilib., *S. acre* L., *Eryngium campestre* L., *Sonchus oleraceus* L., *Scleropoa rigida* Griseb., *Teucrium montanum* L., *Thrincia tuberosa* D. C., *Bellis silvestris* Cyr., *Carlina corymbosa* L., *Oxalis corniculata* L., *Inula viscosa* Ait., *Clematis Flammula* L. var. *maritima* L., *Carduus pycnocephalus* Jacq., *Anagallis arvensis* L. var. *phoenicea* Scop., *Asplenium Trichomanes* L., *Ceterach officinarum* Willd., la maggior parte dei quali era più o meno deperita, causa la siccità.

La terza stazione comprende pure fessure di rocce calcaree e muri a secco di pietra calcarea, molto frequenti sulla pendice volta a nord-est della collina Velastraza (costa occidentale del porto di Lussinpiccolo) e lo *Scolopendrium* vi si trova in grandissima quantità da circa 4 fino a 40 m. sul livello del mare e da 40-60 m. di distanza orizzontale da questo.

La collina è coperta su questo versante in parte da macchia mediterranea più o meno fitta, in parte da un rigoglioso bosco di *Pinus halepensis* Mill., fatto piantare pochi decenni fa. La macchia riesce costituita dai seguenti elementi: *Asparagus acutifolius* L., *Myrtus communis* L., *Viburnum Tinus* L., *Pistacia Lentiscus* L., *Smilax aspera* L., *Quercus Ilex* L., *Juniperus Oxycedrus* L., *Rubus ulmifolius* Schott., *Ruscus aculeatus* L., *Lonicera implexa* Ait., *Clematis Flammula* L., *Dorycnium hirsutum* Ser., *Satureja montana* L., *Agrimonia Eupatoria* L., *Picris hieracioides* L., *Euphorbia fragifera* Jan, *Prasium majus* L., *Teucrium montanum* L., *Asphodelus ramosus* L., *Arum italicum* Mill., *Thrincia tuberosa* D. C., *Thymus dalmaticus* Freyn, *Helichrysum angustifolium* D.C., *Scleropoa rigida* Griseb., *Satureja Nepeta* Scheele var. *subnuda* Host, *Teucrium flavum* L., *Cynanchum fuscatum* Rchb., *Sesleria elongata* Host, *Asplenium Onopteris* Heufl., comunissimo in esemplari grandi bene sporificati, *A. Trichomanes* L., più comune del precedente, pure in esemplari grandi e bene sporificati, *Ceterach officinarum* Willd. pure comune in esemplari grandi sporificati, *Asplenium ruta-muraria* L., molto raro, in esemplari mediocri sporificati, nelle fessure delle rocce. In complesso questo versante, data anche l'esposizione, è ombroso e adattatissimo alle Felci testè citate.

Lo *Scolopendrium* esiste qui in grande quantità, essendo ab-

bondante circa come il *Ceterach officinarum* e dà, sia per il numero degli individui che per il rigoglio che presenta, l'impressione di una pianta perfettamente adatta alla stazione o d'avere trovato qui la stazione più confacente per lei. Anche qui trovai le tre forme sopraccennate, in maggioranza la f. *typica*, nelle fessure strettissime della roccia la f. *subintegra* e nei punti più ombrosi e nascosti la f. *umbrosa*; nonchè due forme mostruose: 1) f. m. *furcata* (1) in due esemplari, l'uno grande con nove fronde della f. *typica* riccamente sporificate, aveva una di queste con la lamina divisa in due a circa un centimetro sopra il punto di inserzione della lamina sul picciolo; e un esemplare piccolo a quattro fronde bene sporificate di una forma molto simile alla *subintegra*; una di queste fronde aveva la lamina biforcata a due centimetri sopra l'inserzione sul picciolo e le lamine secondarie erano lunghe pure circa due centimetri; 2) f. m. *geminata*: trovai due esemplari di questa forma, uno grande della f. *typica* riccamente sporificato con tre fronde, di cui una aveva il picciolo biforcato a circa tre mm. sotto l'inserzione della lamina sul picciolo, così che questo portava due lamine della medesima grandezza e pure sporificate; l'altro esemplare appartenente alla f. *subintegra*, grande e con pochi sori posti all'apice delle due lamine, che erano anche in questo caso quasi egualmente grandi; anche in questo esemplare le due lamine avevano i piccioli secondari lunghi circa 3 mm.; questo esemplare portava inoltre una fronda semplice, poco sporificata, pure della forma suddetta. Trovai ancora alcuni esemplari della var. *Reichardtii* Haračić.

I soci dello *Scolopendrium hybridum* in questa località erano:

1) nelle fessure delle rocce: *Smilax aspera* L., *Myrtus communis* L., *Pistacia Lentiscus* L., *Parietaria diffusa* M. K., *Silene vulgaris* Garcke, *Coronilla emeroides* Boiss., *Carlina corymbosa* L., *Helichrysum angustifolium* D. C., *Rubus ulmifolius* Schott., *Rubia peregrina* L. (tutti questi elementi formano cespugli, che riparano più o meno i sottostanti esemplari di *Scolopendrium*), *Daucus Carota* L., *Statice cancellata* Bernh., *Picridium vulgare* Dsf., *Crithmum maritimum* L., *Viola* sp., *Picris hieracioides* L., *Euphorbia fragifera* Jan, *Verbena officinalis* L., *Inula viscosa* Ait., *Hedera Helix* L., *Geranium purpureum* Vill., *Teucrium montanum* L., *Sesleria elongata* Host, *Dactylis hispanica* Roth., *Diplachne serotina* Lk., *Asplenium Trichomanes* L., molto abbondante, *A. Onopteris* Heufl., raro, *Ceterach officinarum* Willd., non comune (tutti

(1) Già riscontrata dall'Haračić.

questi nominati fino qui si trovano più presso al mare, mentre i seguenti si trovano più lontano), *Salvia officinalis* L., *Lathyrus aphaca* L., *Asperula cynanchica* var. *canescens* Vis., *Satureja juliana* L., *Helichrysum angustifolium* D. C., *Viola* sp., *Geranium purpureum* Vill., *Myrtus communis* L., *Hedera Helix* L., *Euphorbia fragifera* Jan, *Viburnum Tinus* L., *Smilax aspera* L., *Hypericum perforatum* L. var. *veronense* Schrank, *Vaillantia muralis* L., *Ceterach officinarum* Willd., *Asplenium Trichomanes* L., *A. Onopteris* Heufl., *A. ruta-muraria* L.;

2) sui muri a secco un po' soleggiati: *Geranium purpureum* Vill., *Parietaria diffusa* M. K., *Ceterach officinarum* Willd., *Asplenium Trichomanes* L.;

3) sui muri a secco ombrosi e specialmente alla base di questi, dove lo *Scolopendrium* può effondere le radici in abbondante *humus*, derivato in parte dal disfacimento delle foglie dei Pini e dove viene nascosto da cespugli di *Rubus ulmifolius* Schott., *Smilax aspera* L., *Rubia peregrina* L. ecc.: *Parietaria diffusa* M. K., *Viola* sp., *Asplenium Onopteris* Heufl.

Dei varî autori che parlano di questa Felce solo il Wolfert (Wolfert A. *Bericht über bot. Exkursionen in Südistrien und auf Lussin.* Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien 1903) cita alcuni soci e precisamente osservati in maggio su muri a secco tra Lussingrande e Cigale; sono i seguenti: *Centranthus ruber* D. C., *Dorycnium hirsutum* Ser., *Antirrhinum majus* L., *Silene gallica* L., *Medicago orbicularis* All., *Asplenium Trichomanes* L., *Ceterach officinarum* Willd.

***

Dallo studio dei soci di questa Felce nonchè dal complesso dei dati ecologici surriferiti si ricava

1) che questa Polipodiacea è una pianta mediterranea, perchè prospera vicino al mare in stazioni ricche di elementi mediterranei, fra cui molti sempre verdi (l'isola di Lussino, infatti, conta 50 per cento di elementi mediterranei, che però nella regione più meridionale dell'isola e specialmente sulle coste marittime, dove appunto cresce lo *Scolopendrium*, sono ancor più fortemente rappresentati per numero di specie e d'individui, non solo, ma si aggruppano in associazioni a pretta fisionomia mediterranea);

2) che come *Ceterach officinarum* Willd., *Scolopendrium vulgare* Sym. e *S. Hemionitis* Cav., è una pianta calcicola;

3) che nella regione sempreverde si comporta nella scelta

della stazione come *Ceterach officinarum* Willd., *Asplenium Onopteris* Heufl., *A. Trichomanes* L., *A. Ruta-muraria* L.

L'Haračić afferma che nelle varie località dell'isola di Lussino, dove trovò lo *Scolopendrium hybridum,* non trovò mai vicino ad esemplari di questo alcun'altra Felce e anche da questo fatto traeva la conclusione che lo *Scolopendrium hybridum* non fosse il prodotto d'incrocio di due altre Felci, come supposero alcuni, ma che fosse invece una specie a sè, ben distinta. Io però posso affermare che tanto in Valdarche che in Velastraza trovai lo *Scolopendrium hybridum* spesso a contatto con *Ceterach officinarum* Willd., e con *Asplenium Trichomanes* L. e in Velastraza anche con *Asplenium Onopteris* Heufl., anzi vidi che non erano rari gli esemplari di *Scolopendrium hybridum* con le radici intrecciate a quelle delle tre Felci testè citate. Così pure nella stazione di Lussinpiccolo lo *Scolopendrium* vive vicinissimo all'*Asplenium ruta-muraria* L. e al *Ceterach officinarum* Willd.

Anche Reichardt, che per il primo scoprì questa Felce, dice (Verh. k. k. zool.-bot. Gesellsch., Wien, XIII, 1863, pag. 477) che la trovò tra esemplari di *Ceterach officinarum* Willd. Wolfert, come abbiamo visto, cita come soci *Asplenium Trichomanes* L. e *Ceterach officinarum* Willd.

Morton F. (1) dice d'aver trovato lo *Scolopendrium hybridum* Milde (sull'isola di Arbe e su due scogli adiacenti) sempre in punti molto aridi e in parte anche soleggiati, mentre trovò lo *Scolopendrium Hemionitis* Cav. (sull'isoletta di S. Gregorio presso Arbe) e le forme di *Scolopendrium hybridum* che più gli rassomigliano, sempre in fessure di rocce molto ombrose e anche umide ed emette l'ipotesi che lo *Scolopendrium hybridum* altro non sia se non una forma di adattamento xerofila dello *Scolopendrium Hemionitis.* Sull'isola di Lussino, almeno per le tre stazioni da me esplorate, ciò non si verifica, perchè trovai lo *Scolopendrium hybridum* sviluppato e sporificato magnificamente proprio nei punti ricchi di terriccio e di humus, piuttosto ombrosi e non aridi, mentre gli esemplari trovati in punti aridi, pure, è vero, molto abbondanti, davano, almeno d'estate, l'impressione di non essere nella stazione più adatta per loro. Anzi proprio in Arbe, su vecchie muraglie, raccolsi ai 16 ottobre 1919 molti esemplari dello *Scolopendrium hybridum* nella f. *typica* e nella *subintegra*, sporificati, benchè in punti ombrosi.

(1) Morton F., *Die Vegetation der norddalmatinischen Insel Arbe in Iuni und Iuli.* « Oesterr. Bot. Zeitschr. ». Wien, 1912, pag. 267.

Anche Ascherson (Ascherson P. u. Graebner P. *Synopsis der arol.Mitteleuropäischen* II A *Fuflage*. Leipzig, 1913. I, pag. 620) afferma contro l'ipotesi del Morton, che appunto cita, d'aver trovato in Arbe lo *Scolopendrium hybridum* particolarmente numeroso proprio in punti umidi.

Un'ultima osservazione mi resta da fare riguardo alle mie ricerche sullo *Scolopendrium hybridum* a Lussino, e cioè che risultarono completamente vane le mie visite sul monte S. Giovanni, sul monte Gergosćak, nei dintorni di Lussingrande e di Cigale, nei quali luoghi speravo di ritrovare questa Felce, essendovi in abbondanza delle stazioni adatte, specialmente macerie con molto terriccio, sulle quali trovai enormi quantità di *Ceterach officinarum*, di *Asplenium Onopteris* e di *Asplenium Trichomanes*, nonchè di *Polypodium vulgare* (sul monte Gergosćak) che finora era noto solo di due località dell'isola. Vane riuscirono pure le mie diligenti ricerche nelle fessure di rocce calcaree e sulle abbondanti macerie sull'isola di Veglia, dove tanto l'*Asplenium Trichomanes* L. che il *Ceterach officinarum* Willd. sono elementi caratteristici di queste stazioni, mentre l'*Asplenium ruta-muraria* L. e l'*A. Onopteris* Heufl. vi sono molto meno comuni.

Essendo stata emessa dal Milde (1) l'ipotesi che lo *Scolopendrium hybridum* fosse un ibrido tra *Ceterach officinarum* Willd. e *Scolopendrium vulgare* Sym., ed essendo nota di quest'ultimo una sola località nelle isole del Quarnero, cioè Ossero sull' isola di Cherso (Haračić A., *L'Isola di Lussino*, pag. 138), ritengo non privo d'interesse far conoscere una nuova località di *Scolopendrium vulgare* Sym. nel Quarnero e precisamente a Veglia (isola di Veglia), dove sulle pareti umide ed ombrose di un pozzo presso il cimitero della città trovai il 5 ottobre 1919 numerosi esemplari di questa Felce nella sua forma *typica* in tutti gli stadi di sviluppo (gli esemplari più grandi avevano fronde lunghe fino 60 cm. e riccamente sporificate).

Roma, Istituto Botanico della R. Università, 22 marzo 1920.

(1) Milde I., *Scolopendrium hybridum Milde*. Verh. K. K. Zool.-bot. Gesellsch. Wien, 1864, pag. 235.

Vol. XV. [pubblicato il 28 febbraio 1921] Fasc. 3°

ANNALI DI BOTANICA

PUBBLICATI

DAL

Prof. ROMUALDO PIROTTA

Direttore del R. Istituto e del R. Orto Botanico di Roma

Prezzo del presente fascicolo: L. 60.

INDICE

ROMA

TIPOGRAFIA DEL SENATO

DI GIOVANNI BARDI

1921

Gli **Annali di Botanica** si pubblicano a fascicoli, in tempi non determinati e con numero di fogli e tavole non determinati. Il prezzo sarà indicato numero per numero. Agli autori saranno dati gratuitamente 25 esemplari di estratti. Si potrà tuttavia chiederne un numero maggiore, pagando le semplici spese di carta, tiratura, legatura, ecc.

Gli autori sono **responsabili** della forma e del contenuto dei loro lavori.

N.B. — Per qualunque notizia, informazione, schiarimento, rivolgersi al prof. R. PIROTTA, R. Istituto Botanico, Via Milano, 41. — ROMA.

VOL. XV. (*pubblicato il 28 febbraio 1921*) FASC. 3°

Nuove ricerche sulla embriologia delle Asteraceae

del dott. E. CARANO

(Tav. IV–XII e due figure nel Testo).

Una delle famiglie di Angiosperme di cui lo studio embriologico, grazie specialmente all'attività degli Autori svedesi, è stato maggiormente fecondo di importanti risultati ed ha quindi suscitato un grande interesse fra i botanici, è senza dubbio quella delle *Asteracee*.

Basta rammentare che il primo caso di ooapogamia (partenogenesi somatica, partenogenesi diploide) reso noto nelle Angiosperme è stato quello di *Antennaria alpina* diligentemente interpretato e descritto in un classico lavoro del Juel (1). In questa pianta, che è dioica, sono frequentissimi gli individui pistilliferi, estremamente rari gli staminiferi; non pertanto i primi abboniscono regolarmente i loro acheni. Dallo studio citologico ed embriologico è risultato che la cellula madre delle megaspore, abolendo la divisione riduzionale e la produzione delle spore, genera direttamente, per tre divisioni equazionali successive del suo nucleo, il sacco embrionale adulto, costituito sullo schema tipico otto-nucleato delle Angiosperme, con la differenza però che i suoi nuclei invece che aploidi, come in un gametofito ordinario, sono diploidi, compreso quello dell'oosfera, la quale senza fondersi con uno spermo è capace di dividersi e di produrre l'embrione.

Ma anche i primi e finora gli unici casi ben noti di aposporia nelle Angiosperme sono stati riscontrati nelle Asteracee (*Hieracium excellens*, *H. flagellare*, *H. aurantiacum*, ecc.). In queste piante il Rosenberg (2) ha osservato che la cellula madre per regolare

(1) JUEL H. O., *Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria.* Kungl. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 33, n. 5, 1900, pag. 1–59.

(2) ROSENBERG O., *Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium.* Dansk Bot. Tidsskrift, Bds. 28, 1907, pag. 143–170.

tetradogenesi produce quattro megaspore, di cui l'inferiore è la fertile e nel modo solito genera un sacco embrionale ordinario. Ma questo processo, che dovrebbe essere il normale, è durante il suo sviluppo più o meno presto ostacolato e soppiantato dal processo aposporico, per cui non più una spora, bensì una cellula ordinaria dello sporofito, che nelle specie suddette di *Hieracium* appartiene o al tegumento dell'ovulo o alla regione calazale o anche all'epidermide della nocella, cresce e diventa un sacco embrionale dall'aspetto ordinario, ma a nuclei diploidi, la cui oosfera direttamente si segmenta per produrre l'embrione.

Oltre questi risultati che riguardano uno dei problemi della maggiore attualità nello studio della procreazione dei vegetali, qual'è quello dell'apomissia, numerosi altri ugualmente importanti sono venuti a nostra conoscenza per ricerche recenti, proprio di questi ultimi anni, riguardanti in special modo le svariate modalità di sviluppo del gametofito femmineo; poichè, come giustamente afferma l' Holmgren (1), non vi è famiglia fra le Angiosperme che presenti tanta varietà nella formazione del sacco embrionale quanto quella delle Asteracee.

E specialmente è stata rivolta grande attenzione alla origine e costituzione della regione antipodale del sacco per una prima osservazione del Winge, (2) la quale, a mio avviso, è errata, ma ha avuto il merito di dare impulso a numerose nuove indagini.

È noto da molto tempo che le antipodi nel sacco embrionale delle Asteracee spesso mostrano un notevole incremento non solo nel numero, ma anche nelle dimensioni, tanto che in molti casi avviene che il loro complesso superi di gran lunga in volume il resto del sacco.

Prima si ammetteva che questa regione antipodale così sviluppata ripetesse la sua origine dalle tre primitive antipodi del sacco per reiterate divisioni dei loro nuclei, seguite in alcuni casi, in altri no, da divisione cellulare; per cui potevano formarsi o numerose antipodi oppure tre antipodi plurinucleate.

Ora il Winge ha indicato nel comunissimo *Senecio vulgaris* e in una forma di questo, *S. v.* var. *radiatus*, un primo esempio che contraddirebbe la regola suaccennata. Egli afferma che in questa specie, delle quattro megaspore prodotte dalla divisione della cellula madre, la micropilare genera il gametofito femmineo, mentre

(1) Holmgren I., *Die Entwicklung des Embryosackes bei Anthemis tinctoria.* Svensk Bot. Tidskrift. Bd. 9, 1915, pag. 171-183.

(2) Winge O., *Oogenesis hos Senecio.* Dansk Bot. Tidsskrift. Bds. 33, 1913, pag. 245-248.

le altre tre non degenerano, com'è il caso ordinario, ma ingrandiscono alquanto, diventano binucleate e talvolta si dividono. L'insieme di queste megaspore a completo sviluppo assume lo stesso aspetto che ordinariamente mostrano le antipodi rispetto al resto del sacco; per cui dunque in *Senecio vulgaris* l'intera regione antipodale è, secondo il Winge, costituita dalle megaspore, mentre le vere antipodi « vanno presto a male e si possono scorgere come tre piccoli corpicciuoli vicino all'oosfera (fig. 8) ».

Poco tempo dopo, il Palm (1) ha constatato un comportamento identico a quello di *Senecio vulgaris* in altre due specie di Asteracee e cioè in *Aster Novae-Angliae* e in *Solidagò serotina.* Le numerose cellule alla base della parte fertile del sacco, descritte da precedenti autori (2) in queste stesse piante come antipodi, sono, secondo il Palm, il prodotto della divisione delle megaspore sterili, essendo anche qui, come in *Senecio vulgaris,* generalmente la megaspora micropilare quella fertile. Le vere antipodi invece o non si formano, o si formano soltanto in parte, o si mostrano come « drei Plasmaklumpen » nella cavità del sacco vicino al nucleo secondario.

In un lavoro posteriore il Palm (3) ha studiato con risultati molto interessanti parecchie altre specie di Asteracee, fra le quali *Emilia sagittata.* Anche in questa pianta egli ha osservato dei fenomeni che ricordano ciò che si compie in *Senecio vulgaris,* in *Aster Novae-Angliae* e in *Solidago serotina,* cioè la persistenza e lo sviluppo di più di una megaspora delle quattro provenienti dalla doppia divisione della cellula madre, salvo il caso in cui la megaspora fertile è l'inferiore, perchè allora, secondo la regola generale, le altre tre sovrastanti vengono schiacciate e il sacco che ne deriva ha un aspetto perfettamente normale. Però quando germina più di una megaspora, la formazione delle antipodi non

(1) Palm Bj., *Zur Embryologie der Gattungen Aster und Solidago.* Acta Horti Bergiani, Bd. 5. n. 4, 1914, pag. 1-18.

(2) Chamberlain J. C., *The embryosack of Aster Novae-Angliae.* Bot. Gazette, Vol. XX, 1895, pag. 205-212.

Goldflus M., *Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées.* Journ. de Botanique, Vol. XII, 1898, pag. 379, e Vol. XIII, 1899, pag. 58.

Opperman M., *A contribution to the life history of Aster.* Bot. Gazette, Vol. XXXVII, 1904, pag. 353-362.

Martin G. W., *Development of the flower and embryo-sac in Aster and Solidago.* Bot. Gazette, Vol. XVII, 1892, pag. 406-411.

(3) Palm Bj., *Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen,* Stockholm, 1915, pag. 1-259.

rimane ostacolata o addirittura interdetta come nelle piante precedenti; le antipodi bensì si sviluppano, soltanto che in seguito sono più o meno profondamente danneggiate dall'accrescimento delle megaspore sottostanti sia per la pressione, sia per la sottrazione di materiali nutritizi che queste esercitano su di esse.

Nello stesso lavoro il Palm esamina *Tanacetum vulgare* e *Pyrethrum partheniifolium* var. *aureum*. In entrambi le due divisioni del nucleo della cellula madre durante la megasporogenesi non sono seguite da divisione cellulare, quindi non si produce una tetrade di distinte megaspore, bensì quattro nuclei megasporiali disposti in fila nella massa citoplasmatica comune della cellula madre.

Ora in *Tanacetum* due di questi nuclei, i superiori o micropilari, partecipano alla formazione del sacco, generando per due divisioni successive l'uno la tetrade polare, l'altro la tedrade antipoda. Gli altri due nuclei megasporiali si dividono di solito una sola volta, eccezionalmente due, e formano un tessuto antipodale accessorio (akzessorisches Antipondengewebe), che si aggiunge alle vere antipodi.

In *Pyrethrum* tutti e quattro i nuclei megasporiali concorrono, ciascuno per doppia divisione, alla produzione di un sacco embrionale 16-nucleato; e precisamente il nucleo micropilare superiore produce la tetrade polare, mentre gli altri tre partecipano tutti alla formazione di una complessa regione antipodale. Questo caso è molto interessante e offre un nuovo tipo di sacco a 16 nuclei, perchè la parte fertile di esso è in tutto identica a quella di un ordinario sacco 8-nucleato, risultando di un unico apparecchio oosferico e di un nucleo secondario che è la somma di due nuclei polari; gli altri nuclei diventano delle antipodi.

Anche l'Holmgren (1), indotto dall'interesse speciale dell'origine della regione antipodale nelle Asteracee, studia parecchie specie, fra cui *Anthemis tinctoria*.

In questa pianta, come nelle due precedenti, la cellula madre dà origine a quattro nuclei megasporiali; però di essi soltanto il micropilare più grosso e più vegeto degli altri produce un gametofito 8-nucleato perfettamente normale, mentre gli altri tre si portano verso la calaza e qui persistono e sono riconoscibili anche a completo sviluppo del gametofito come tre corpicciuoli al disotto delle vere antipodi.

(1) Holmgren J., *Die Entwicklung des Embryosackes bei Anthemis tinctoria.* Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 9, 1915, pag. 171-183.

Il Täckholm (1), col medesimo intento, investiga due altre specie di Asteracee, *Cosmidium Burridgeanum* e *Cosmos bipinnatus*, entrambe normali riguardo allo sviluppo della regione antipodale, possedendo soltanto delle vere antipodi in numero di due, cioè il numero minimo che si riscontra nelle Asteracee. In compenso queste antipodi raggiungono delle dimensioni talmente considerevoli da superare di gran lunga il volume di tutto il resto del sacco, e sono fornite di numerosi nuclei, fino a 40, in seguito alla divisione ripetuta dei loro nuclei primitivi.

Riepilogando dunque, le osservazioni su riferite circa lo sviluppo della regione antipodale nelle Asteracee ci apprendono che in alcuni casi, i quali formano la regola, a costituire detta regione non vi sono che vere antipodi (*Cosmidium, Cosmos*); in altri (*Anthemis tinctoria*) al disotto delle vere antipodi persistono come tre masse appena riconoscibili i tre nuclei megasporiali fratelli di quello che ha prodotto da solo il gametofito femmineo; in altri ancora, come in *Tanacetum vulgare*, al disotto delle vere antipodi i nuclei megasporiali, lungi dal mostrare una esistenza effimera, come nel caso di *Anthemis*, si dividono ed aggiungono i loro prodotti alle vere antipodi; infine in *Pyrethrum partheniifolium* var. *aureum* tre dei nuclei megasporiali contribuiscono alla formazione della regione antipodale. In *Emilia sagittata* persistono delle megaspore ben individuate e non dei nuclei megasporiali, e si accrescono al disotto delle antipodi, esercitando su di esse una seria concorrenza, tanto da danneggiarle più o meno profondamente. Questa concorrenza da parte delle megaspore persistenti si può spingere in *Senecio vulgaris*, in *Aster Novae-Angliae* e in *Solidago serotina* fino al punto che le antipodi o non si sviluppano più affatto o si presentano come « ephemäre Elementen im Embryosack und dadurch leicht übersehen » (2). E allora assumendo le funzioni di antipodi, « questo apparecchio antipodale accessorio » costituito dalle megaspore sterili, assume anche l'aspetto delle antipodi ordinarie; ciò che, secondo il Palm, spiegherebbe la ragione per cui esso è stato prima falsamente interpretato.

D'altronde l'esempio fornito dalle Asteracee non sarebbe isolato, chè già se ne conoscono altri, sebbene meno accentuati, fra cui quello delle Oenotheraceae illustrato quasi contemporanea-

(1) Täckholm G., *Zur Antipodenentwicklung der Kompositengattungen Cosmidium und Cosmos.* Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 10, 1916, pag. 423-437.

(2) Palm Bj., *Zur Embryol. der Gatt. Aster und Solidago...* pag. 8.

mente dalla Werner (1) e dal Täckholm (2). Nelle Oenotheraceae la megaspora fertile è di solito la micropilare; germinando, essa produce per due divisioni successive del suo nucleo, un gametofito ridotto, 4-nucleato, risultante di un normale apparecchio oosferico e di un unico nucleo polare, quindi privo affatto di vere antipodi, a sostituire le quali però persistono talvolta una o più megaspore, formando anche in questo caso un apparecchio antipodale accessorio.

È dunque evidente ed esatto che per evitare da ora in avanti di confondere degli apparecchi soltanto simili in apparenza; perchè, occupando la stessa posizione di fronte alla parte fertile del sacco embrionale, probabilmente compiono la medesima funzione, ma non omologhi perchè hanno origine affatto differente, non vi è altro modo che ricorrere allo studio dello sviluppo.

Ma appunto ricorrendo a questo metodo infallibile, mi son convinto che in *Senecio vulgaris* esistono delle vere antipodi e non un apparato antipodale costituito dalle megaspore sterili, come ritiene il Winge. Nella medesima convinzione sono venuto, contro il parere del Palm, circa la stessa questione in *Aster Novae-Angliae* e in *Solidago serotina.*

Qualche anno fa, in due note (3), pubblicai un primo contributo a questo argomento; ora esporrò i dati su cui si fonda la mia convinzione. Nel presente lavoro riprenderò inoltre in esame alcune anomalie del sacco embrionale di *Bellis perennis,* che illustrai brevemente alcuni anni or sono (4) e sul cui significato l'opinione del Palm dissente dalla mia. Infine riferirò sui risultati ottenuti dallo studio di altre specie di Asteracee, che intrapresi da principio coll'intento di seguire l'origine e lo sviluppo della regione antipodale, sempre in relazione con le nuove vedute del Winge e del Palm e che mi condusse invece all'osservazione di fatti abbastanza interessanti sotto altri punti di vista; fra questi il caso di apogamia parziale in *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus,* di cui ho dato brevi notizie recentemente (5).

(1) Werner E., *Zur Oekologie atypischer Samenanlagen.* Beihefte z. Bot. Centralbl. Bd. XXXII, I Abt, 1914, pag. 1–14.

(2) Täckholm G., *Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung von Lopezia coronata.* Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 8, 1914, pag. 223-234.

(3) Carano E., *Sull'embriologia di Senecio vulgaris L.* Rendic. R. Acc. Lincei, Cl. Sc. fis.-mat.-nat., Vol. XXIV, 1° sem., 1915, pag. 1244. — *Contributo all'embriologia dei generi Aster e Solidago.* Ibid., Volume XXVII, 1° sem., 1918, pag. 255.

(4) Carano E., *Su particolari anomalie del sacco embrionale di Bellis perennis.* Annali di Botanica, Vol. XI, 1913, pag. 435.

(5) Carano E., *Nuovo contributo alla embriologia delle Asteracee.* Rendic.,

Senecio vulgaris.

Nella mia nota sopra ricordata sulla embriologia di *Senecio vulgaris* brevemente descrissi ed illustrai tutti gli stadî di sviluppo dalla cellula madre delle megaspore fino alla formazione del gametofito femmineo adulto.

Al mio esame risultava che per un regolare processo di tetradogenesi si formavano quattro megaspore in pila, delle quali generalmente la inferiore o calazale, prendendo il sopravvento, si accresceva e schiacciava le altre sovrastanti. Solo eccezionalmente notavo - ciò che invece secondo il Winge costituirebbe la regola - che la megaspora micropilare si accingeva a divenire la fertile; però anche in questi rari casi le megaspore sottostanti mostravano chiaramente i segni di deperimento (cioè contrazione del contenuto protoplasmatico, grande affinità per le sostanze coloranti); tutt'altro quindi che tendenza ad un ulteriore sviluppo, come ammette il Winge. In ogni modo, differenziatasi la megaspora fertile, a poco a poco le altre finivano con lo scomparire, sicchè non mi è mai capitato nei numerosi stadî osservati, a partire da quello del nucleo primario del sacco, attraverso gli stadi intermedî, fino alla formazione del gametofito adulto, di trovare al disotto del sacco la benchè minima traccia di altre megaspore; ciò che invece si sarebbe dovuto verificare se le cose stessero come ritiene il Winge. Il nucleo della megaspora fertile per tre divisioni successive generava otto nuclei, tre dei quali partecipavano alla formazione dell'apparecchio oosferico, due si fondevano per produrre il nucleo secondario e gli altri formavano le antipodi, il cui complesso rassomigliava perfettamente agli elementi indicati dal Winge come megaspore. Nella fig. 10 della mia nota queste antipodi erano in numero di tre, e ben distinte; di esse le due superiori erano più piccole, giustapposte e ricche di contenuto, l'inferiore molto voluminosa, con scarso citoplasma e grossi vacuoli.

Dopo di allora io ho sezionato del nuovo materiale; ma le mie ulteriori osservazioni confermano quanto sopra ho esposto.

Aggiungerò quindi, per non ripetermi, soltanto ciò che ha attinenza con la costituzione della regione antipodale del gametofito adulto.

R. Accad. Lincei, Cl. Sc. Fis.-mat.-nat., Vol. XXVIII, 1° sem., 1919, pag. 412. — *L'Erigeron Karwinskianus var. mucronatus è apogamo.* Ibid., Vol. XXVIII, 2° sem., 1919, pag. 94. - *Studio cito-embriologico sul genere Erigeron.* Ibid., Vol. XXIX, 2° sem., 1920, p. 157.

Nel maggior numero dei casi la disposizione definitiva delle antipodi è quella riprodotta nella fig. 10 della mia nota. In altri casi invece le antipodi sono disposte in fila e sono raramente in numero di due, più frequentemente tre o anche più, quando alla divisione nucleare, che spesso si effettua in ciascuna antipode, segue la divisione cellulare. Ricorderò fra i parecchi casi alcuni che mi sembra offrano maggiore interesse.

Nella fig. 1 (Tav. IV) il gametofito possiede due sole antipodi, di cui la superiore con una massa citoplasmatica molto densa e un grosso nucleo lobato a tanti nucleoli quanti sono i lobi; l'inferiore molto più grande con citoplasma più scarso e con due nuclei ben distinti. È molto probabile, facendo il paragone con altri casi consimili in cui i nuclei sono avvicinati ma ancora distinti, che l'unico nucleo lobato dell'antipode superiore risulti dalla incipiente fusione di parecchi nuclei isolati. Anche nella fig. 2, che riproduce un gametofito più giovane, le antipodi sono due e come nel caso precedente la superiore ha citoplasma più abbondante della inferiore e quattro nuclei, mentre l'inferiore ne ha due soltanto. Nel gametofito illustrato nella fig. 3 le antipodi sono in numero di quattro; le due superiori, più ricche di contenuto, sono binucleate, le inferiori, più grandi, sono uninucleate. Infine nei gametofiti rappresentati nelle figure 4 e 5 le antipodi sono in numero di tre; e precisamente nella fig. 4 le due superiori più piccole e al solito con citoplasma più denso hanno rispettivamente tre e due nuclei, l'inferiore molto più voluminosa è quadrinucleata; nella fig. 5 la superiore è quadrinucleata e le altre binucleate.

Considerando un po' più da presso quest'ultima figura, impressiona la rassomiglianza che ciascuna delle due antipodi inferiori mostra con un giovane sacco embrionale nello stadio binucleato, allorchè i due nuclei sono ancora avvicinati prima di portarsi ai poli opposti (cfr. fig. 6 della mia nota). L'antipode superiore invece, se all'ingrosso potrebbe richiamare l'idea di un sacco tetranucleato, non possiede di questo le caratteristiche, cioè la marcata polarità delle due coppie di nuclei e l'esistenza fra esse di vacuoli. Epperò queste rassomiglianze sono semplicemente casuali, nè possono dar luogo a confusioni, giacchè la storia dello sviluppo ci dismostra che in *Senicio vulgaris* una sola è la megaspora che si accresce.

Un fatto costante, sul quale più sopra ho con intenzione insistito, e che d'altronde è facilmente rilevabile da uno sguardo alle figure 1 a 5, è che la o le antipodi superiori più vicine alla parte fertile del gametofito hanno più abbondante citoplasma, privo o

quasi di vacuoli e molto colorabile, la o le inferiori al contrario, molto più grandi, hanno scarso citoplasma riccamente vacuolizzato. Il Palm, trattando di *Emilia sagittata* (1), la cui regione antipodale risulta, secondo lui, di vere antipodi e di megaspore, indica come « sicuro criterio » per distinguere le une dalle altre la presenza di un protoplasma più abbondante, più colorabile con rari vacuoli nelle prime, la presenza di scarso citoplasma scavato di numerosi vacuoli nelle seconde. Se, prescindendo dallo studio dello sviluppo, si applicasse un simile criterio alla regione antipodale di *Senecio vulgaris*, si cadrebbe nell'errore di interpretare come antipodi le cellule a contenuto denso e come megaspore le altre, mentre in realtà sono tutte e senza eccezione vere e proprie antipodi. La causa che determina le maggiori dimensioni e la presenza di una scarsa quantità di citoplasma nell'antipode inferiore è in relazione, come già accennai nella mia nota, con la posizione, molto lontana dalla base, quasi verso il centro, che assumono i nuclei inferiori durante lo sviluppo del sacco (confr. figure 8 e 9 della mia nota); per cui a completa differenziazione del gametofito femmineo l'antipode inferiore viene ad occupare tutta la estremità inferiore del sacco con il o i grossi vacuoli in essa contenuti.

Concludendo, secondo le mie osservazioni in *Senecio vulgaris* risulta: 1° che non la megaspora micropilare, bensì generalmente la calazale dà origine in modo normale al gametofito femmineo; 2° che le altre megaspore vengono schiacciate e riassorbite per lo svilupparsi della megaspora fertile; 3° che le antipodi, lungi dal presentarsi come tre corpiccioli in via di degenerazione nell'interno del sacco adulto, mostransi bene sviluppate e ben differenziate in cellule che possono osservarsi nella loro normale posizione anche durante i primi stadî di sviluppo dell'embrione e dell'albume.

Se le mie affermazioni sono giuste, l'esempio di *Senecio vulgaris* ascritto dal Palm (2) alla prima delle « modificazioni » del « tipo normale » da lui stabilite nei suoi schemi di sviluppo del sacco embrionale delle Angiosperme, dovrebbe essere soppresso. Questa modificazione comprende appunto i casi in cui al disotto del sacco embrionale 8-nucleato, prodotto dalla megaspora micropilare, persistono le altre megaspore e sostituiscono le antipodi che vanno a male. In questa stessa modificazione il Palm include gli esempi

(1) Palm Bj., *Studien über Konstruktionstypen.* ecc., pag. 100.
(2) Palm Bj., ibid., pag. 207-208.

di *Trapella* e di *Solidago serotina*. Ma come mostrerò più oltre, va soppresso per le medesine ragioni esposte per *Senecio* anche l'esempio di *Solidago serotina*.

Aster Novae-Angliae.

Il Rosenberg, al termine del suo classico lavoro sull'aposporia di *Hieracium* (1), esprimeva la convinzione che gli esempi da lui descritti non dovessero rimanere isolati fra le piante superiori; anzi scorrendo diligentemente la letteratura su questo soggetto, poteva affermare: « I believe I have found cases described, which could very well be understood as apospory ». E così fra gli altri rievocava il caso di *Aster Novae-Angliae* illustrato dal Chamberlain e quello di *Aster undulatus* illustrato dalla Opperman.

Il Chamberlain aveva osservato che nei sacchi embrionali adulti di *Aster Novae-Angliae* spesso l'antipode inferiore si differenziava dalle altre non solo per le sue maggiori dimensioni ma anche per il contenuto, in quanto i suoi nuclei assumevano un aspetto che ricordava quello del nucleo secondario del sacco. In un caso poi egli aveva notato che il contenuto dell'antipode inferiore era foggiato proprio come quello di un sacco normale, con l'oosfera, le sinergidi, il nucleo secondario, ecc. (2).

La Opperman più tardi accennava ad un'anomalia ancora più singolare in *Aster undulatus*: in un sacco embrionale adulto, oltre all'oosfera ed al nucleo secondario normali, vi era un'altra oosfera ed un altro nucleo secondario, provenienti, secondo lei, da nuclei antipodali migrati nella cavità del sacco (3).

Il Rosenberg non ebbe l'opportunità di controllare questi casi; epperò per ammettere che anche in essi dovesse trattarsi di aposporia, si fondava sull' analogia che tali casi mostravano con ciò che egli aveva constatato in *Hieracium*. Il Rosenberg infatti confessa che da principio, quando ancora non aveva studiato la storia dello sviluppo, ebbe anch'egli la impressione che il sacco embrionale in soprannumero nei *Hieracium* fosse realmente una cellula antipodale ingrandita.

Più tardi era il Palm (4) che si assumeva il compito di stabilire come veramente stessero le cose. Egli dunque prese a studiare

(1) Rosenberg O., l. c., pag. 165.
(2) Chamberlain J. C., l. c., pag. 209
(3) Opperman M., l. c., pag. 358.
(4) Palm Bj, *Zur Embryologie der Gattungen Aster und Solidago.....*

Aster Novae-Angliae, per concludere che non erano esatte nè la opinione del Rosenberg, nè quella del Chamberlain e della Opperman, perchè gli elementi ingranditi alla base del sacco embrionale normale non sono nè sacchi aposporici nè tanto meno delle antipodi, bensì delle megaspore della primitiva tetrade, le quali, in seguito a condizioni favorevoli di nutrimento, invece di andare a male, come è il caso ordinario nelle Angiosperme, raggiungono un notevole sviluppo.

Per giungere a questo risultato il Palm seguì l'origine fin dalla formazione della tetrade di megaspore, ciò che, secondo lui, non avevano fatto nè il Chamberlain nè la Opperman. Egli allora notò che delle quattro megaspore « solo eccezionalmente » è fertile la inferiore, e in tal caso le tre megaspore superiori vengono schiacciate e riassorbite e il gametofito adulto mostra una struttura tipica; più frequentemente invece è fertile una delle altre tre; anzi, « in generale », la micropilare, e allora le megaspore sottostanti non solo persistono e sostituiscono le antipodi, che o non si sviluppano affatto o si arrestano al loro primo inizio, ma manifestano un notevole incremento, sia moltiplicando i loro nuclei, sia anche dividendosi, più spesso trasversalmente, talora anche longitudinalmente, per produrre un complesso di elementi disposti in pila (l'autore ne ha contati fino a dodici). Ammessa la provenienza di questa pila di elementi dalle megaspore inferiori, il Palm logicamente concludeva che anche nei casi in cui al disotto del sacco si mostravano una o più grandi cellule con nuclei simili all'oosfera e al nucleo secondario, queste provenivano dalle megaspore piuttosto che dalle antipodi, come avevano sostenuto il Chamberlain e la Opperman.

Malgrado le affermazioni del Palm, io non sono riuscito a convincermi che quanto egli sostiene sia esatto; anzi devo dichiarare che ho subito rilevato nel suo lavoro lo stesso difetto fondamentale constatato in quello del Winge, e cioè che la descrizione è basata su una successione di stadî molto incompleta. Perciò sin dal principio mi è venuto il dubbio che, avendo il Palm errato nell'interpretazione di alcuni preparati, ciò fosse valso a falsare le sue conclusioni.

La stessa, precisa impressione deve aver provata il Chamberlain per scrivere in una recensione al lavoro del Palm: « ...His series is far from complete, however, and his figures, interpreted in this way, do not show any antipodal cells »; e più oltre: « to prove his claim, Palm should present figures of the 8-nucleate stage of the sac, followed by a close series showing the disappear-

ance of the antipodal cells or nuclei. Since such figures are lacking, we prefer to interpret the enlarged cells in the chalazal region as antipodals and not as persistent megaspores » (1).

All'appunto mosso dal Chamberlain io aggiungo che anche gli stadi precedenti alla formazione del sacco adulto presentano nel lavoro del Palm parecchie lacune.

Noi coltiviamo da parecchio tempo nel nostro giardino fra le altre specie di *Aster* anche *A. Novae-Angliae*; e benchè si tratti di una pianta abbastanza nota, perchè diffusamente coltivata come ornamentale, ho voluto riguardare accuratamente la diagnosi del nostro esemplare e ne ho chiesta la conferma al carissimo amico prof. E. Chiovenda, per escludere qualsiasi dubbio sulla sua identità. Allora ho raccolto e sezionato numerose calatidi e fiori isolati, sopratutto negli stadi molto giovani; ed ho constatato che i miei dubbi sulla esattezza delle affermazioni del Palm non erano infondati; ciò che già ho espresso nella mia nota preliminare sulla embriologia di *Aster* e *Solidago* e che ora confermo, dicendo che la regione antipodale è costituita da vere, autentiche antipodi e non da megaspore, come vuole il Palm.

Partendo dalla cellula madre delle megaspore, ho notato che generalmente essa è unica (fig. 6); soltanto in rari casi se ne mostrano due (fig. 7). Al di sotto della cellula madre si scorgono sempre, e non soltanto in *Aster Novae-Angliae*, bensì in molte delle Asteracee che ho studiate, degli elementi facilmente distinguibili dalle cellule attigue sia per le maggiori dimensioni, sia per l'abbondante contenuto protoplasmatico molto affine per le sostanze coloranti; caratteri tutti comuni anche alla cellula madre. Dipenderà questo aspetto dalla posizione favorevole in cui tali elementi si trovano per riguardo alla loro nutrizione, oppure da altre cause, certo è che nel riguardarli si ha l'impressione che essi siano capaci, quand'anche eccezionalmente, di un ulteriore accrescimento.

La cellula madre, per una normale tetradogenesi, produce una serie verticale di quattro distinte megaspore (fig. 8), salvo casi eccezionali in cui, per la mancata formazione di parete in seguito alla divisione omeotipica, si originano due cellule binucleate, ciascuna corrispondente alla somma di due megaspore (fig. 9).

Da principio le megaspore sono ad un dipresso tutte uguali fra loro; ma ben presto una di esse o più spesso due prendono il

(1) Chamberlain Ch. J., *The embryosac of Aster and Solidago.* Bot. Gazette vol. LXV, 1918, pag. 571.

sopravvento sulle altre. Di solito sono la seconda e la quarta, ciò che già s'intravvede nel giovane stadio della fig. 8 ed è evidente in uno stadio di poco più adulto, qual' è quello della figura 10. Le megaspore destinate a soccombere vacuolizzano più rapidamente il loro citoplasma. Molto dimostrative sono le figg. 11 e 12, in cui la prima e la terza megaspora sono ormai rappresentate da due masse informi, mentre sono diventate molto voluminose la seconda e la quarta. Meno frequentemente si accrescono nella tetrade la prima e la terza megaspora (fig. 13), eccezionalmente la prima e la quarta (fig. 14). Mai mi si è offerto un caso in cui tutte e quattro le megaspore tendessero ad accrescersi. Soltanto come rara eccezione in una tetrade le megaspore piuttosto che in pila erano ordinate in tetraedro e tre di esse erano intatte (fig. 15), ma la quarta si era molto più accresciuta (fig. 16).

Quando sin dall' inizio tende a svilupparsi soltanto una megaspora, le altre tre a poco a poco si riducono di dimensioni e diventano dei corpicciuoli fortemente colorabili prima di scomparire definitivamente. Se, come di consueto, questa unica megaspora è l' inferiore, i residui delle altre li troviamo verso l'apice della nucella; se invece è una delle altre, allora le megaspore sterili in via di scomparsa si rinvengono in parte al di sopra in parte alla base della megaspora fertile. Nella figura 17 la megaspora fertile è la penultima e le altre tre, benchè ancora evidenti, già mostrano i segni della pressione esercitata da quella. Anche nel caso della figura 18 (*a*, *b*) si sviluppa la penultima megaspora, mentre la prima e la seconda son già ridotte contro l'epidermide dell'apice nucellare e la quarta è resa quasi irriconoscibile.

Ma nei casi più frequenti in cui due megaspore ingrandiscono, qual' è la sorte ulteriore di esse? Tutto ciò che io ho visto dimostra nel modo più chiaro che anche in questi casi una megaspora finisce coll'avere il vantaggio sull'altra, e precisamente l' inferiore è quella che più spesso sopravvive. Nella figura 11 non si può ancora giudicare quale sarà la privilegiata, benchè la calazale mostri maggior quantità di citoplasma e nucleo più voluminoso; ma nella figura 12 già è evidente che il sopravvento è dell' inferiore. Lo stesso dimostra con maggiore chiarezza lo stadio della fig. 19: delle due megaspore che avevano iniziato l'accrescimento, cioè la seconda e la quarta, quest'ultima è destinata a dare il sacco embrionale. Nella figura 20 la megaspora fertile, che è ancora l' inferiore, domina ormai quasi tutta la cavità della nocella tranne l'estremo apice occupato dai residui dell'altra megaspora che per un certo tempo ha gareggiato con essa. Molto più

raramente succede che delle due megaspore che si contendono lo spazio abbia il sopravvento la superiore (fig. 21); in questa figura si vede la megaspora micropilare ormai ridotta ad una sottile calotta all'apice della seconda megaspora, che sembra per le sue dimensioni destinata a prevalere; si vede inoltre la terza deformata anch'essa dalla pressione delle due megaspore in gara, e infine l'inferiore, la quale nell'estremità calazale mostra i segni di una incipiente degradazione. Anche negli esempi rappresentati dalla fig. 13 e 14, delle due megaspore che tendono di accrescersi l'inferiore mostrasi in migliori condizioni per un ulteriore sviluppo.

Per quanto ne abbia fatto ricerca, non mi è mai riuscito di imbattermi in esempî in cui la megaspora fertile fosse la micropilare. Ora, benchè tali esempi non si possano escludere, debbono essere ad ogni modo così poco frequenti, da non poter certo deporre, come non depongono i parecchi casi da me su riportati, in favore dell'asserzione del Palm che « in allgemeinen wachst die obere Megaspore - die mikropilare also - zum Embryosack aus » (1).

È a deplorarsi che il Palm, mentre sostiene che la megaspora fertile è generalmente la micropilare, non riporti nessuna figura, fra le poche riguardanti le tetradi, da cui chiaramente si rilevi ciò che egli afferma. Però la miglior prova della sopravvivenza, come io sostengo, di un'unica megaspora, ce la offre l'esame degli stadi ulteriori che la megaspora fertile attraversa per giungere alla costituzione del sacco embrionale adulto.

La figura 22 fa vedere il sacco nelle stadio di nucleo primario: al di sotto, come al di sopra di esso, non vi è più alcuna traccia delle altre megaspore e anche le cellule dell'epidermide nocellare sono in via di riassorbimento. Numerosissimi ovuli ho osservati in questo stadio e, all'infuori delle rare eccezioni a cui accennerò più oltre, non ho mai trovato che al di sopra o, ciò che più importa, al di sotto del sacco persistessero altre megaspore. Per divisione del nucleo primario si passa allo stadio binucleato del sacco (fig. 23). Dei due nuclei il superiore si porta verso l'apice, mentre l'altro invece di portarsi alla base rimane a metà più o meno della lunghezza del sacco, posizione che esso conserva di regola definitivamente, mentre al di sotto di esso il citoplasma si vacuolizza abbondantemente, fino al punto che l'estremità inferiore del sacco rimane occupata da un unico grande vacuolo. Questa disposizione è d'altronde comune a numerose Asteraceae.

(1) Palm Bj., *Zur Embryol. d. Gatt. Aster und Solidago*, pag. 6.

Nello stadio binucleato del sacco non rimane più traccia dell'epidermide della nocella, cosicchè il sacco stesso confina direttamente con lo strato interno del tegumento. Nessun indizio alla base del sacco dell'esistenza di altre megaspore.

Lo stadio tetranucleato è illustrato nella figura 24: al polo superiore non si scorge che un unico nucleo, l'altro essendo nella sezione precedente; e il citoplasma è ridotto in massima parte attorno ai due gruppi di nuclei, mentre nel resto del sacco è rappresentato da un semplice sottile strato parietale. Neanche in questo stadio ho trovato la benchè minima traccia di megaspore al di sotto del sacco.

Nella figura 25 (*a, b*), tolta da due sezioni successive, i quattro nuclei dello stadio tetranucleato si apprestano all'ultima divisione. In ciascuno di essi sono riuscito a contare con relativa facilità cinque cromosomi, che rappresentano evidentemente il numero aploide per *Aster Novae-Angliae*, come mi sono potuto accertare calcolando anche il numero diploide nei nuclei in divisione delle cellule del tegumento dell'ovulo, del tubo corollino e dei giovani filamenti staminali, e riscontrandolo costantemente di dieci. Nei due nuclei inferiori in mezzo ai cromosomi sono ancora riconoscibili i nucleoli (*n*), mentre sono scomparsi nei due nuclei superiori. Come nei casi precedenti, anche in questo, al di sotto del sacco non ho trovato traccia di megaspore.

Conseguenza della divisione dei quattro nuclei suddetti è la formazione dello stadio 8-nucleato. Un gametofito molto giovane in tale stadio è rappresentato dalla fig. 26 (*a, b, c*) riprodotta da tre sezioni successive: vi si osserva la triade micropilare con l'oosfera (*oo*) e le due sinergidi (*si*), i due nuclei polari (*np*) ancora molto lontani fra loro e la triade antipoda (*an*) molto ben evidente e sulla cui origine dai nuclei inferiori dello stadio tetranucleato non credo si possa affacciare alcun dubbio. Le due antipodi superiori più piccole sono giustapposte, l'inferiore più grande e con scarso citoplasma racchiude il grosso vacuolo che negli stadi antecedenti occupava l'estremità calazale del sacco.

La storia dello sviluppo dunque ci dimostra nella maniera più evidente che la regione antipodale in *Aster Novae-Angliae* risulta di autentiche antipodi e non di megaspore.

Ho riprodotto nella fig. 27 un gametofito alquanto più differenziato, in cui la triade polare ha quasi acquistato il suo aspetto caratteristico; i due nuclei polari sono già avvicinati e le antipodi, anche qui in numero di tre, sono disposte in pila.

Ancora più adulto è il gametofito della fig. 28, essendosi già

costituito il nucleo secondario per la fusione dei due nuclei polari. Delle antipodi la inferiore ha scarso citoplasma e piccolo nucleo, ma è molto più voluminosa delle altre.

Ho osservato numerosi altri sacchi embrionali adulti, rilevando nella regione antipodale delle disposizioni alquanto differenti da quelle precedentemente descritte. Così p. es. alcune volte le antipodi, anche essendo in numero di tre, mostravansi binucleate; altre volte erano in numero di due soltanto e la superiore binucleata, l'inferiore uninucleata, disposizione quest'ultima che ricorre assai frequentemente nelle Asteracee; altre volte ancora erano più di tre; però non mi sono mai imbattuto in casi così vistosi come quelli osservati dal Chamberlain e dal Palm.

Ciò che ho finora riportato costituisce la regola generalissima per *Aster Novae-Angliae*. Accennerò ora alle poche eccezioni che ho incontrate esaminando i numerosi miei preparati. Nella fig. 29 il sacco è nello stadio di nucleo primario; però al di sotto di esso una grossa cellula ha tutta l'apparenza di una megaspora superstite, forse quella che per un certo tempo ha gareggiato con la megaspora fertile e che ancora sfugge all'azione distruttrice di essa, benchè non mostri alcun accenno ad un ulteriore sviluppo.

Nella fig. 30 i due nuclei dello stadio binucleato si preparano a dividersi; intanto all' estremità calazale persistono due cellule che con grande probabilità devono ritenersi come due megaspore, ma non certo in via di accrescimento. Un altro caso (fig. 31, *a*, *b*, *c*) mostra un sacco embrionale nello stadio tetranucleato coi quattro nuclei in procinto di dividersi, e al di sotto una grande cellula con due nuclei avvicinati fra loro, di cui però uno solo ho potuto rappresentare, essendo l'altro contenuto nella sezione successiva. Anche questa cellula si presenta con tutta l'apparenza di una megaspora superstite, ma a differenza dei casi precedenti dimostra con le sue dimensioni e con la presenza di due nuclei nel suo interno di voler accrescersi ulteriormente.

Finalmente un ultimo caso ho illustrato nella fig. 32: si tratta di un sacco nello stadio 8-nucleato i cui nuclei nella estremità micropilare sono già ordinati in un tipico apparato oosferico, mentre nella estremità inferiore rimangono ancora in una massa comune di citoplasma senza alcun accenno ad individuarsi in cellule. Al di sotto del sacco vi è una grande cavità, il cui contenuto però non mostra più alcuna struttura, bensì si appalesa come una massa mucillaginosa tinta leggermente in violetto dalla ematossilina Delafield che ho adoperata come colorante. Non è improbabile che anche questa cavità ripeta la sua origine da una

megaspora, la quale accresciutasi per un certo tempo, ora sia per andare a male; certamente però la sua presenza deve avere influito sulla struttura della porzione antipodale del sacco, perchè i nuclei inferiori di esso non solo non si sono ancora costituiti in distinte antipodi, come succede d'ordinario, ma occupano una posizione che non è quella normale, trovandosi alla estrema base del sacco; mentre, come abbiamo visto nei casi precedenti, essi si localizzano ad una certa distanza dalla estremità inferiore che è invece occupata da un grosso vacuolo. La stessa influenza delle megaspore superstiti sulla struttura della porzione inferiore del sacco potrei far rilevare pei casi delle figure 30 e 31, in cui ugualmente i nuclei inferiori sono collocati proprio alla base di esso. Non ho mai trovato degli esempi in cui per la persistenza di una megaspora al di sotto del sacco fosse stata soppressa o ostacolata la formazione dei nuclei antipodali.

Queste poche eccezioni non valgono certamente a menomare la validità della regola generale per *Aster Novae-Angliae*, secondo la quale una sola megaspora si sviluppa e produce un gametofito tipico con autentiche antipodi; soltanto possono considerarsi come la esagerazione del fenomeno al quale ho dianzi accennato, a proposito della prevalenza di una piuttosto che di un'altra delle megaspore della tetrade. Potendo infatti in questa pianta (a differenza di quanto succede nel maggior numero delle Angiosperme in cui è designata una determinata megaspora alla produzione del gametofito) germinare una qualunque di esse - più di frequente l'inferiore, più di rado le altre - si stabilisce un certo antagonismo i cui effetti culminano nelle suddette eccezioni. Epperò il risultato è sempre lo stesso, giacchè anche in questi casi le megaspore, pur peristendo più a lungo del solito, finiscono col soccombere.

Neanche queste eccezioni valgono dunque ad attutire la differenza fra le asserzioni del Palm, e quanto a me risulta dallo studio dello sviluppo. Il Palm sostiene che generalmente la megaspora micropilare genera il sacco e le altre tre sostituiscono le antipodi, assumendone con le funzioni anche la forma; ma una prova sicura, tangibile di ciò che egli asserisce non ce l'offre, perchè non ci fa assistere ad una serie ininterrotta di stadi dalla formazione della tetrade, con prevalenza della megaspora micropilare, fino alla formazione del sacco adulto; invece illustra degli stadi saltuari, spesso molto adulti, per alcuni dei quali la interpretazione, come ho accennato più sopra, può anche essere arbitraria.

Consideriamo ad esempio la sua fig. 10. Vi è rappresentato un

sacco adulto con una parte fertile superiormente, occupata da cinque nuclei, e tre cellule allungate inferiormente. Se dovessi interpretare io una simile figura, in base a ciò che ho appreso dalla storia dello sviluppo, riterrei che dei cinque nuclei tre appartengano alle due sinergidi ed all'oosfera e due rappresentino i due nuclei polari in procinto di fondersi, mentre le tre cellule inferiori costituiscono le antipodi. Invece il Palm, in base non so a quale argomentazione, interpreta: 1° quattro dei nuclei come derivati dalla doppia divisione del nucleo micropilare del primitivo stadio binucleato, e fin qui nulla di straordinario; 2° il quinto come il nucleo inferiore dello stadio binucleato, il quale, in luogo di dividersi e produrre anch'esso quattro nuclei, funziona direttamente come nucleo polare inferiore e migra verso l'alto per andare fondersi col nucleo polare superiore; 3° le tre cellule allungate inferiori come le altre tre megaspore sostituenti le antipodi, che, per la mancata divisione del nucleo inferiore suddetto, non si sarebbero formate. Se si paragona la fig. 10 del Palm con la 27 mia, tranne lievi differenze di dettagli, la corrispondenza è perfetta. Ora se lo sviluppo mi indica che le tre cellule inferiori nella mia figura sono delle antipodi, non posso convincermi del contrario al riguardo della figura del Palm; come non mi convinco dell'altra affermazione del Palm che il nucleo polare inferiore rappresenti senz'altro il nucleo inferiore dello stadio binucleato, quando io in tutti i casi, anche in quelli appartenenti alle poche eccezioni su descritte, ho sempre osservato il nucleo inferiore dello stadio binucleato diviso, o in procinto di dividersi.

Circa la questione della esistenza di una « oosfera antipodale », se essa abbia origine realmente da un'antipode, come sostengono il Chamberlain e la Opperman o piuttosto da una megaspora, come ammette il Palm, non posso portare un giudizio definitivo, perchè non mi sono imbattuto in nessuno dei casi così vistosi come quelli osservati e descritti dai suddetti autori. Ho di solito rilevato che l'antipode inferiore è più grande delle altre per il fatto che essa comprende il grosso vacuolo già manifesto fin dallo stadio binucleato nella estremità inferiore del sacco; ma il o i suoi nuclei avevano sempre un aspetto ordinario.

Benchè dunque non sia in grado di portare un sicuro contributo alla soluzione della interessante quanto ardua questione, voglio accennare a delle speciali strutture che mi sembrano meritevoli di attenzione. In alcuni ovuli ho osservato che delle cellule

immediatamente al di sotto del sacco perfettamente maturo avevano assunto delle dimensioni ragguardevoli e corrispondentemente il loro nucleo, diventato più voluminoso, mostrava un grosso nucleolo ed abbondante cromatina. Talora queste cellule mostravansi binucleate, come nell'esempio riprodotto nella fig. 33, e coi nuclei forniti di uno o anche di parecchi nucleoli. Ma il caso più notevole è quello illustrato dalla fig. 34 (*a*, *b*,): si tratta di un sacco adulto (1), il quale possiede nella sua estremità superiore un normale apparecchio oosferico non ancora perfettamente differenziato e due nuclei polari tuttora distinti, di cui uno solo è visibile nella figura; ma al di sotto di questo tratto si mostra una regione antipodale molto complicata, la cui ampiezza invece di attutirsi verso il basso aumenta, ed i cui elementi trapassano insensibilmente nei tessuti della calaza; per modo che non potrei asserire di avere osservato i limiti inferiori di detto sacco. Si inizia questa regione antipodale con tre cellule (*an*), di cui due sono ancora riconoscibili, mentre la terza è stata ridotta ad una semplice striscia informe dalla pressione esercitata su di essa da un grosso elemento sottostante (*s*), provvisto nella sua estremità anteriore di due nuclei con voluminosi nucleoli. Seguono al di sotto di questo elemento due altri elementi più piccoli (s'), poi ancora uno molto grosso (s'') con citoplasma riccamente vacuolizzato e con nucleo in divisione e infine un gruppo di quattro (s''') che si confondono con le cellule attigue della calaza. Pronunziarsi sulla interpretazione più acconcia di una struttura così fatta non è la cosa più semplice. Si tratta di una regione antipodale risultante realmente di sole e vere antipodi, oppure di megaspore e dei loro prodotti di divisione, come forse riterrebbe il Palm? Oppure non si tratta nè dell'una, nè dell'altra ipotesi e si ha invece da fare con delle cellule ordinarie della regione calazale, le quali, accrescendosi ed incanalandosi nella direzione del sacco, assumono l'aspetto su descritto? In quest'ultimo caso le previsioni del Rosenberg sarebbero confermate, e allora i due grandi elementi *s* e s'' non rappresenterebbero che il primo tentativo della formazione di sacchi aposporici, tentativo forse raggiunto negli esempi molto più esagerati offertisi al Chamberlain ed al Palm, in cui detti sacchi si sarebbero evoluti fino al massimo della loro differenziazione.

Da un esame attento della nostra figura si riesce a desumere qualche criterio che ci può servire di guida: 1) Anzitutto la man-

(1) L'intero sacco era per un caso fortunato compreso in una unica sezione, ma non è stato possibile, per le sue grandi dimensioni, disegnarlo in una sola figura.

canza di un termine netto nella estremità inferiore di questa cosidetta regione antipodale, per cui essa sconfina e si confonde gradualmente coi tessuti sottostanti; 2) la rassomiglianza perfetta delle cellule *s'''* - che non sappiamo se ascrivere piuttosto alla regione antipodale che alla calaza - con le cellule *s'*; 3) infine, e questo è il criterio più valido, la presenza di una figura cariocinetica nel grande elemento *s''*. La divisione del nucleo è alla fine dell'anafasi e le fibre fusali sono così scarse da far pensare che in seguito alla costituzione dei nuclei figli esse si sarebbero riassorbite, senza dar luogo alla formazione di una parete divisoria, e la cellula *s''* sarebbe divenuta binucleata come l'elemento *s*. Per quanto la figura cariocinetica sia netta ed evidente, non sono riuscito in nessuno dei due gruppi di cromosomi a determinarne con sicurezza il numero; probabilmente saranno dieci, avendone io contati per lo meno otto; ma certamente sono più di cinque, ossia più del numero aploide per la nostra pianta. Questa constatazione importante ci permette di escludere che l'elemento *s''* sia una megaspora, perchè in tal caso il numero dei cromosomi dovrebbe essere l'aploide, compiendosi in *Aster Novae-Angliae* alla tetradogenesi una normale divisione riduzionale; ma ci permette altresì di escludere che si tratti di un'antipode, giacchè, come ho mostrato in uno stadio tetranucleato del sacco (fig. 25), i due nuclei inferiori che danno origine alle antipodi si accingono all'ultima divisione con un numero aploide di cromosomi, quindi è presumibile che anche le antipodi che ne derivano abbiamo nuclei aploidi. E allora mi sembra si possa dedurre con molta probabilità che tanto l'elemento *s''*, quanto *s* nella regione antipodale siano delle cellule appartenenti allo sporofito e che potrebbero perciò realmente rappresentare il primo tentativo di formazione di sacchi aposporici. Ammessa come esatta questa interpretazione, tutti gli elementi da *s* in giù deriverebbero dalla calaza; invece i tre corpicciuoli (*a n*) quasi schiacciati al di sopra di *s* potrebbero ritenersi come le vere antipodi del sacco in via di distruzione.

Malgrado ciò, non reputo ancora risolta la questione; essa offre sempre campo a nuove ricerche, la cui difficoltà più che nella interpretazione risiede nel procurarsi un numero sufficiente di simili anomalie in differenti stadi di sviluppo. Per mio conto posso affermare di aver sezionato molte decine di calatidi, oltre a numerosi fiori isolati, e non pertanto i casi anomali riscontrati sono stati estremamente rari. Potrebbe affacciarsi il dubbio che la loro maggiore o minore frequenza sia in relazione con variazioni individuali di questa pianta, per il fatto che nel materiale esaminato

dal Chamberlain e dal Palm, a differenza di quello della Goldflus, della Opperman e del mio, essi erano piuttosto frequenti. Epperò chi deve accingersi ad un simile lavoro, è bene dichiararlo, deve essere fornito di buona dose di pazienza.

Solidago.

Il Palm ha studiato contemporaneamente ad *Aster Novae-Angliae* anche *Solidago serotina*. Prima di lui il Martin (1) si era occupato della embriologia di *Solidago*, ma non si sa di quale specie. Certo è che le osservazioni dei due autori sono contradittorie, giacchè mentre il Martin afferma che lo sviluppo del sacco embrionale si effettua secondo lo schema tipico delle Angiosperme, il Palm sostiene che in *Solidago serotina*, nella stessa guisa che in *Aster Novae-Angliae* e in *Senecio vulgaris*, le antipodi o non si formano o sono effimere e che per sostituirle persistono le megaspore sterili, benchè non mostrino quell' incremento che, secondo l'autore, esse raggiungono in *Aster Novae-Angliae*.

Circa lo sviluppo della megaspora fertile in *Solidago*, il Palm si pronunzia ancora più categoricamente che in *Aster Novae-Angliae*: « Bei *Solidago serotina* wächst so gut wie ausnahmslos die oberste, d. h. die der Mikropyle am nächsten belegene Tetradenzelle zum Embryosack aus » (2). Molto per tempo, secondo lo stesso Palm, questa megaspora cresce considerevolmente, divide il suo nucleo e già nello stadio binucleato raggiunge una lunghezza che più tardi aumenta soltanto di poco. Sempre secondo il Palm, la divisione successiva dei due nuclei avviene simultaneamente; talvolta però non ha luogo nel nucleo inferiore. La terza ed ultima divisione di regola non interessa che soltanto i nuclei superiori. Un unico caso il Palm ha riscontrato, in cui gli è sembrato di scorgere un indizio che la terza divisione possa compiersi anche nei nuclei inferiori e questo caso egli ha riportato nella fig. 28, in cui al di sotto del nucleo secondario, in un sacco già maturo, e disposte in fila si vedono tre piccole masse sferiche, le quali « wahrscheinlich die letzten Reste von drei Antipodenkernen darstellen. Demnach hört die Entwicklung der Antipodenkerne in der Regel schon in einem relativ frühen Stadium auf ».

Le osservazioni che io ho condotte non solo in *Solidago serotina*, ma anche in *S. canadensis* e in un' altra specie parimenti coltivata

(1) Martin G. W., l. c.
(2) Palm Bj., l. c. pag. 13.

nel nostro giardino col nome di *S. Riddellii* e fornita di calatidi più grandi di quelle delle specie precedenti, non confermano affatto le descrizioni del Palm; sicchè devo concludere che l'idea da lui ammessa della mancanza delle antipodi, o quanto meno della loro fugacità, è semplicemente immaginaria.

Come per *Aster Novae-Angliae*, così per le tre specie suindicate di *Solidago*, ho seguito lo sviluppo fin dai primi gradi di differenziazione della cellula madre delle magaspore.

Ad occupare la cavità limitata dall'epidermide nella giovane bozza nocellare di regola vi è un'unica cellula madre, benchè in alcuni casi vi sieno sicuri indizi in tutte e tre le specie di un numero maggiore. Comunque, sempre una, per quanto a me consta, attraversando gli stadi caratteristici della divisione etero-omeotipica, genera quattro megaspore disposte in pila. Non mi è stato possibile in nessuno di questi stadi determinare con sicurezza il numero aploide dei cromosomi; invece mi è riuscito facilmente nelle cellule madri delle microspore, sia nello stadio di diacinesi, sia in quello di piastra equatoriale dei fusi eterotipici ed omeotipici. In *Solidago canadensis* questo numero è nove (fig. 48), in *S. Riddellii* è precisamente il doppio, ossia diciotto (fig. 54); in *S. serotina* non l'ho potuto determinare. Per maggiore chiarezza seguirò ora distintamente per ciascuna specie lo sviluppo dalla formazione della tetrade fino alla costituzione del gametofito femmineo adulto.

Solidago serotina. — Le due cellule risultanti dalla divisione eterotipica della cellula madre delle megaspore sono di uguali dimensioni e nettamente separate da una parete trasversale. Esse tornano subito a dividersi e sembra che talora si avvantaggi la superiore, avendo io notato nel suo fuso nucleare la piastra membranogena, quando il fuso della inferiore ne era ancora privo (fig. 35). Le quattro megaspore che ne risultano spesso sono uguali; ma non di rado ho notato che le due superiori sono maggiori (fig. 36); ciò che coincide con l'osservazione fatta dal Palm e illustrata nella sua figura 20. Senonchè il Palm dà a questo fatto una generalizzazione e una importanza maggiore di quella che gli compete. Uno sguardo infatti alla mia figura 37 mostra subito che in un altro caso le megaspore più grandi sono le due inferiori. Nella stessa figura al di sotto della tetrade vi è una cellula che occupa la porzione basale della lunga e sottile nocella ed ha un aspetto che poco differisce da quello delle megaspore, tranne che possiede un nucleo più voluminoso e più ricco in cromatina. A giudicare

dalla figura sembra che questa cellula eserciti una certa pressione sulla megaspora inferiore. Suppongo che in casi simili si siano imbattuti quegli autori che hanno accennato alla presenza di cinque megaspore nelle piante da loro esaminate, come fra gli altri il Warming in *Senecio vulgaris* (1). In stadi più inoltrati, però, non ho mai osservato che detta cellula abbia un ulteriore incremento.

Una tetrade più adulta delle precedenti e con le due megaspore superiori più grandi delle inferiori si osserva nella figura 38. Sembrerebbe che almeno in questi casi una delle megaspore superiori, la prima o la seconda, dovesse avere la prevalenza sulle altre e divenire la fertile. Orbene posso assicurare che in tutti i casi da me riscontrati, e sono stati numerosi, in cui una megaspora prendeva il sopravvento sulle altre per produrre il sacco embrionale, questa era costantemente la inferiore; ne fanno fede le figure 39, 40, 41. La prima di queste figure lascia vedere la megaspora calazale molto ingrandita, a detrimento della penultima perfettamente schiacciata, e le altre due ancora riconoscibili, ma non tali da poter competere con la megaspora fertile. Nella figura 40 si vede ugualmente la megaspora calazale prevalere sulle altre, benchè anche la seconda sia ancora vegeta, mentre la penultima è schiacciata completamente; in via di distruzione è anche la prima, ossia quella che, secondo il Palm, diverrebbe costantemente la megaspora fertile. La figura 41 mostra infine che la megaspora calazale, accrescendosi, ha schiacciato le altre tre, riducendole a piccole masse informi ancora visibili all'apice della nocella, ed ha del pari schiacciato le cellule epidermiche.

È evidente dunque che, contro l'opinione del Palm, una sola megaspora persiste ed è la inferiore. Il nucleo di essa si divide e si origina così lo stadio binucleato del gametofito femmineo. Dei due nuclei uno rimane verso il centro ad occupare presso a poco la medesima posizione del nucleo primario, l'altro si porta alla estremità superiore, mentre un gran vacuolo si scava nella massa citoplasmatica che li separa (fig. 42). È superfluo che rilevi che al disotto del sacco in questo stadio non si trova nulla che ricordi le megaspore persistenti del Palm. I due nuclei tornano a dividersi e generano lo stadio tetranucleato (fig. 43); e i quattro nuclei alla loro volta dividendosi, dànno luogo ad un gametofito femmineo come quello che si osserva nella figura 44. Questo gametofito deve

(1) Warming E. *De l'ovule*, Ann. Sciences Naturelles, Bot., VI série, tom. V, 1878, p 177.

ancora subire delle lievi modificazioni per raggiungere il suo aspetto definitivo; nonpertanto mostra chiaramente tutti i suoi costituenti, ossia le tre antipodi in fila, di cui la inferiore è più grande, le due sinergidi e l' oosfera non ancora ben differenziata, i due nuclei polari molto avvicinati nel centro del sacco, e rassomiglianti perfettamente ai due nuclei dello stadio binucleato riportato dal Palm nella sua figura 21.

Si può dunque desumere da quanto ho esposto che nel gametofito adulto di *Solidago serotina* si costituiscono delle distinte cellule antipodali e non, come ritiene il Palm nel caso massimo da lui ammesso, tre nuclei antipodali vaganti nella cavità del sacco. Se il numero più frequente di antipodi è di tre, non mancano dei casi in cui è di due soltanto oppure maggiore di tre. Così nella figura 45 le antipodi sono due, ma entrambe binucleate e molto voluminose. Se volessimo interpretarle secondo le vedute del Palm, dovremmo ritenerle come megaspore nello stadio binucleato. Il gametofito in questa figura (la quale è riprodotta per ragione di spazio ad un ingrandimento minore della precedente) ha già raggiunto la sua differenziazione definitiva, e l' oosfera ha assunto il suo aspetto piriforme e i nuclei polari si sono già fusi per formare il nucleo secondario che si è portato in prossimità dell' oosfera. Ugualmente due sono le antipodi nella figura 46, e l'inferiore, molto più voluminosa, possiede quattro nuclei molto ravvicinati. Nella porzione fertile del sacco si osserva il risultato della prima divisione del nucleo secondario con la formazione di due cellule del-l' albume nettamente distinte e separate da parete, ciò che dimostra che l' albume in questa pianta è fin dal principio cellulare, come lo è in parecchie altre specie di Asteracee, contrariamente alle affermazioni della Stiasny (1), che ritiene che nelle Asteracee l'albume sia sempre nucleare.

Nella figura 47 le antipodi sono in numero di quattro, e di esse la inferiore, come nel caso precedente, più voluminosa delle altre. Nella parte fertile del sacco oltre a parecchie cellule dell'albume vi è un embrioncino di quattro cellule, di cui le due estreme prodotte per la divisione longitudinale della *cellula terminale* e le due sottostanti per la divisione trasversale della *cellula basale* del primitivo proembrione bicellulare, allo stesso modo come ho descritto in un precedente lavoro per *Bellis, Calendula, Cicho-*

(1) JACOBSSON STIASNY EMMA, *Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorienbildung bei den Angiospermen.* Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien, Math.-Nat.-Klasse, Bd. CXXIII, 1914.

rium (1); il che mostra come realmente il piano di costruzione dell'embrione nelle Asteracee sia molto uniforme.

I risultati delle osservazioni delle altre due specie di *Solidago* da me esaminate non fanno che confermare quanto ho esposto per *Solidago serotina*; perciò mi limiterò ad accennare per queste due specie soltanto agli stadi più importanti.

Solidago canadensis. — Fra le numerose giovani tetradi di megaspore riscontrate nelle mie preparazioni, ne ho figurata una soltanto, in cui al di sotto della megaspora calazale si scorge una cellula della base della nocella con aspetto molto affine, come in *Solidago serotina*, a quello delle megaspore (fig. 49). La megaspora inferiore è destinata a formare il sacco; essa infatti cresce e schiaccia le altre sovrastanti (figg. 50 e 51), che più o meno presto vengono riassorbite insieme con le cellule epidermiche della nocella. Nella figura 52 non rimane più traccia delle megaspore sterili e neanche dell'epidermide, tranne verso la base, dove permangono poche altre cellule; intanto la megaspora fertile, germinando, è prossima a compiere la prima divisione del proprio nucleo. Se le cose stessero come sostiene il Palm, al di sotto della megaspora ingrandita si dovrebbero vedere la altre megaspore, invece nel mio preparato non ve n'è neanche la più lontana traccia. Ancora uno stadio ho riprodotto per questa specie ed è il tetranucleato, per mostrare che neanche in esso vi è il minimo accenno alla esistenza di altre megaspore (fig. 53); in verità non si vedono bene che due nuclei soltanto e appena la sagoma di un terzo nella estremità inferiore, ma gli altri due compaiono nella sezione successiva. Non credo opportuno descrivere ulteriori stadi, perchè corrispondono esattamente a quelli indicati per *S. serotina*.

Solidago Riddellii. — Come ho accennato più sopra, le calatidi e i giovani ovari di questa pianta sono più grandi che nelle specie precedenti e corrispondentemente anche i diversi stadi di sviluppo del gametofito femmineo mostransi più voluminosi. La figura 55 rappresenta una tetrade ancora abbastanza giovane, in cui non è possibile stabilire quale delle megaspore sarà la privilegiata. Nella figura 56 la megaspora inferiore si è già accresciuta, mentre le altre vanno a male. Durante lo stadio binucleato la megaspora fertile raggiunge delle dimensioni molto considerevoli (fig. 57),

(1) Carano E., *Ricerche sull'embriogenesi delle Asteracee.* Annali di Botanica, vol. XIII, 1915, pag. 25.

avendo completamente schiacciate e riassorbite, oltre alle megaspore sterili, anche l'epidermide nocellare, di cui rimangono gli ultimi residui nell'estremità inferiore del sacco. Un gametofito adulto pronto per la fecondazione è riprodotto nella figura 58: vi sono soltanto due antipodi con sviluppo prevalente della inferiore, che ha forma molto allungata a guisa di budello. Più frequentemente però anche in questa specie le antipodi sono tre.

Riassumendo, anche in *Solidago* si può sostenere:

1° che la megaspora fertile non è la micropilare, come ritiene incondizionatamente il Palm, bensì la calazale;

2° che le altre megaspore non persistono, ma vengono schiacciate e riassorbite;

3° che nel gametofito adulto vi sono vere antipodi e non megaspore che ne facciano le veci. Quindi, come per *Aster Novae-Angliae*, anche per *Solidago* l'affermazione del Palm, che « die Antipoden werden zu besonders ephemären Elementen im Embryosack und dadurch leicht übersehen, was seinerseits erklärt wie die Tetradenzellen eine *antipodal region* werden konnten », non ha alcun fondamento nella realtà.

Bellis perennis.

Qualche anno addietro illustrai in una breve nota delle anomalie abbastanza interessanti, che mi venne fatto di riscontrare in una delle numerose calatidi sezionate per lo studio dell'embriogenesi di questa pianta (1).

Il sacco embrionale di *Bellis* possiede di regola un numero considerevole di antipodi, frequentemente a due o più nuclei, le quali spesso formano alla base del sacco un vero tessuto antipodale non meno abbondante di quello illustrato dal Juel in *Antennaria* (2).

Nella calatide anomala summentovata io osservai che alcuni sacchi embrionali mostravano ora intercalate fra le numerose antipodi, ora frapposte fra queste e la cavità fertile, una, spesso anche parecchie cellule di grandi dimensioni, con scarso citoplasma e grosso nucleo, di cui però soltanto il voluminoso nucleolo, fornito spesso nel centro di una o più cavità irregolari piene di

(1) Carano E., *Su particolari anomalie del sacco embrionale di Bellis perennis.* Annali di Botanica, vol. XI, 1913, pag. 435.

(2) Juel H. O., *Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria.* Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 33, 1900, pag. 18 e 23.

gas, era sempre ben evidente, mentre la cromatina era scarsa ed i limiti esterni talora così poco decisi che la massa nucleare sembrava confondersi insensibilmente col citoplasma circostante. L'aspetto di questi nuclei richiamava spesso alla mente quello di un nucleo secondario del sacco; ma in due casi, riportati nelle figure 1, 3 della tavola annessa alla mia nota, essi rassomigliavano decisamente ad un' oosfera; anzi nel primo di questi casi dei due nuclei esistenti nella medesima grande cellula uno era foggiato come un'oosfera, l'altro come un nucleo secondario. Questo fu il massimo di complicazione da me notato nell'interno di queste cellule; mai trovai accanto all'oosfera delle cellule dall'aspetto di sinergidi, quindi mai un apparecchio che ricordasse la triade superiore di un sacco embrionale normale.

Fra queste grandi cellule e le contigue ordinarie antipodi mi si offrirono numerosi gradi di transizione; perciò fui determinato ad ammettere che fossero anch' esse delle antipodi, che per uno speciale impulso ingrandissero, manifestando talvolta segni d'involuzione, talvolta evolvendosi e modellando i loro nuclei ad immagine di alcuni di quelli del gametofito normale.

Questa interpretazione non incontrava il pieno consentimento del Palm nel lavoro su *Aster* e *Solidago*; ma non avendo egli per allora fatta alcuna osservazione embriologica su *Bellis perennis*, si limitava a formulare delle ipotesi, e cioè che i *sacchi embrionali accessori*, ossia le mie grandi cellule antipodali, fossero generati o da cellule ordinarie della nocella (rassomigliando moltissimo, secondo lui, qualcuna delle mie figure a quelle riportate dal Rosenberg per *Hieracium excellens*), o dalle magaspore sorelle del sacco come in *Aster Novae-Angliae*.

Questa seconda ipotesi è stata ritenuta come esatta dal Palm nel posteriore suo grosso lavoro, in cui egli, convinto che il miglior modo per risolvere la questione fosse quello di ricorrere allo sviluppo, ciò che a parer suo non era stato fatto precedentemente da altri, riporta con molti dettagli i risultati dello studio embriologico di *Bellis perennis* (1). Il Palm rileva che la formazione del sacco in questa pianta segue il tipo normale, vale a dire delle quattro megaspore prodotte per divisione riduzionale dalla cellula madre, l'inferiore schiaccia le altre e per tre divisioni successive del suo nucleo genera un tipico gametofito, le cui tre primitive antipodi però, come avevo già fatto osservare io in precedenza (2), divi-

(1) Palm B., *Studien über Konstruktionstypen*, etc., pag. 78.
(2) Carano E., *Ricerche sull'embriogenesi delle Asteracee...* pag. 257-259.

dendosi ulteriormente, possono aumentare considerevolmente in numero.

Fra i molti casi osservati dal Palm uno se n'è presentato che differiva fondamentalmente dagli altri, in quanto, a suo modo di vedere, non una ma tutte e quattro le megaspore avevano germinato. E in quest' unico esempio, illustrato da una figura che è la ricostruzione di parecchie sezioni successive, il Palm è convinto di aver trovato la chiave per la spiegazione delle mie anomalie.

Io non sono d'avviso che una figura ricostruita attraverso parecchie sezioni possa meritare molta attendibilità, sopratutto poi quando essa ha per scopo di aiutare a risolvere una questione controversa. Ma nel caso del Palm bisogna aggiungere che non si tratta, come si potrebbe suppporre a tutta prima, della sicura constatazione di un fatto che tronchi senz' altro ogni discussione, bensì di una pura e semplice interpretazione, che potrebbe anche non essere, ed anzi secondo me non è, la più esatta. Leggendo infatti: *Nur in einer einziger Samenanlage habe ich gefunden dass sämtliche Megasporen zu keimen begonnen*, ecc. (pag. 87), il lettore si attenderebbe di vedere quattro megaspore distinte fra loro, se non con molta, almeno con una certa evidenza, e neanche troppo avanzate nella germinazione. Riguardando invece la enigmatica figura del Palm, egli si trova davanti ad un complesso già adulto di cellule, in cui è molto difficile, se non addirittura impossibile, ammenochè non lo si faccia arbitrariamente, stabilire dei limiti fra i diversi gruppi di elementi che dovrebbero corrispondere ai prodotti delle singole megaspore.

Il Palm invece questi limiti deve averli scorti bene, perchè trova che delle quattro megaspore la micropilare *sembra* (« scheint ») sia quella che dà origine all' unico sacco fecondabile, risultando di una normale triade polare, di un nucleo secondario che è la somma, oltrechè dei due nuclei polari, di un terzo nucleo, « verosimilmente » di un nucleo antipodale migrato insieme col nucleo polare inferiore verso l'alto in seguito a mancata formazione di una parete contro la cavità fertile del sacco, e infine di due piccole antipodi. La seconda megaspora produce un sacco a struttura *sui generis*, in quanto possiede nella porzione superiore, al posto della triade, una cellula fornita di membrana e di due nuclei, nella porzione inferiore tre cellule corrispondenti a tre antipodi e nella porzione mediana tre nuclei liberi. La terza la meno favorita nella sua posizione, si è divisa irregolarmente in tre grandi cellule rivestite di membrana. La quarta genera un sacco con sette

nuclei, la cui descrizione riporto con le parole dell' autore: « *Die auffallendste Erscheinung in ihm besteht in dem deutlichen Ansatz zur Abgrenzung einer Eizelle, die einen ziemlich kräftigen, in dichtem Plasma eingebetteten Kern enthält. Im übrigen ist es sehr schwierig, wenn nicht gar unmöglich, hier zu entscheiden, welche Kerne als Synergiden etc. zu betrachten seien. Die Vierergruppe in der antipodalen Partie des Embryosacks besteht wahrscheinlich aus drei Antipodkernen und dem unteren Polkern; der grosse Kern etwa in der Mitte des Embryosacks ist wohl das Verschmelzungsprodukt des oberen Polkerns und eines Synergidenkerns* ». E del nucleo disegnato in prossimità dell'oosfera? Di esso e del suo significato il Palm non parla affatto nel testo. Come risulta evidente dalla surriferita descrizione, si tratta di un gametofito che per essere derivato, come vuole l'autore, da un'ordinaria megaspora, per giunta in una posizione molto vantaggiosa per un normale sviluppo (cioè alla base della nocella), devia perfettamente dal tipo ordinario di costituzione. D' altronde io non so comprendere con quanta convinzione il Palm possa sostenere che la cellula da lui osservata nell' estremità superiore di questo sacco sia realmente un'oosfera, mentre, all'infuori della limitazione della sua massa protoplasmatica dal resto del citoplasma del sacco, essa non mostra altro carattere che possa farla riconoscere come tale; è priva infatti di vacuolo che nell'oosfera ordinaria di *Bellis* si presenta costantemente, e possiede un nucleo che in nulla differisce dagli altri contenuti nel sacco, mentre di regola il nucleo dell'oosfera ordinaria è grande ed il nucleolo sempre molto voluminoso. Nè so comprendere perchè il nucleo nel mezzo di queste strano gametofito debba essere « *wohl* » il prodotto di fusione di una sinergide col nucleo polare superiore quando l'autore stesso dice che *è difficile se non impossibile riconoscere quali nuclei debbano interpretarsi per sinergidi.* Del resto non meno singolari sono i prodotti delle presunte seconda e terza megaspora. Ora, tenendo conto di ciò, nonchè delle frequenti incertezze da cui è colto l'autore nella descrizione della sua anomalia, a me sembra non vi sia dubbio che si tratti, come ho detto più sopra, puramente e semplicemente di una *interpretazione* di un caso molto più difficile dei numerosi presentatisi a me. Ed allora io non credo sia prudente, in possesso di quest' unico caso, sentirsi autorizzati a « rifiutare categoricamente » la spiegazione da me proposta per le anomalie di *Bellis.*

Quando mi imbattei in dette anomalie, mi occupavo già da parecchio tempo dello studio embriologico di *Bellis*; quindi non

potevano sfuggirmi, contrariamente a quanto forse avrà supposto il Palm per decidersi ad occuparsene lui, i diversi stadî di sviluppo del sacco, che con tanta facilità ricorrono nella medesima calatide a partire dai giovanissimi fiori del centro del disco verso i più adulti del raggio.

Ed anche a me risultò che nella maggioranza dei casi le cose procedono in modo perfettamente normale, e cioè che delle quattro megaspore, una sola, di regola la calazale, schiaccia le altre ed origina un tipico gametofito 8-nucleato. Ma della conoscenza di questi stadî non dovevo giovarmi affatto, come del resto non si è giovato neanche il Palm, nell'interpretazione delle anomalie, perchè queste si evolvono soltanto a sviluppo completo o quasi del sacco. Molto vantaggioso invece mi riuscì la circostanza fortuita di aver sezionato piuttosto che i fiori isolati, come facevo spesso, una intera calatide, in cui quasi tutti i fiori risultarono affetti in grado diverso dalla medesima anomalia. Delle sezioni utilizzabili, escluse quindi le prime e le ultime del nastro, io allestii una serie di dodici preparati, ciascuno dei quali ne conteneva venticinque, perciò un complesso di trecento sezioni a mia disposizione, che mi dettero agio di osservare un buon numero di sacchi embrionali, quale più, quale meno orientato, a seconda naturalmente della posizione in cui ciascuno di essi venne incontrato dal taglio. Quelli più adulti della periferia contenevano già un embrioncino risultante di poche cellule; quelli invece del centro, o meglio del vertice della calatide, contenevano un gametofito i cui costituenti non avevano ancora assunto il loro aspetto e la loro posizione definitiva. Del pari l'anomalia, assente o appena iniziata nei fiori del vertice, si accentuava a mano a mano fino a raggiungere il massimo nei fiori periferici o basali. Ciò però come regola generale, poichè devo subito aggiungere che in parecchi fiori, anche dei più adulti, l'anomalia era rimasta limitata all'inizio.

Come sostenni nella mia nota, sostengo anche oggi, ad onta del parere contrario del Palm, che l'anomalia è dovuta all'aumento di volume di una o più antipodi, i cui nuclei si modificano nel modo che ho più sopra indicato. Allora io illustrai soltanto alcuni dei casi più caratteristici; ora però, dopo le obiezioni sollevate dal Palm, mi piace riportarne degli altri, che a me sembra dimostrino a sufficienza il graduale sviluppo dell'anomalia in questione.

La figura 59 mostra la regione antipodale di un giovane sacco embrionale appartenente ad un fiore impiantato a breve distanza dal vertice della calatide. Questa regione, costituita di parecchie antipodi, alcune delle quali con nucleo bi- e anche trilobato, ha un

aspetto perfettamente normale, come risulta da un confronto con le figure 19 e 20 del grosso lavoro del Palm e con la fig. 1 (tav. XI) del mio lavoro sull'embriogenesi delle Asteracee (1), tutte rappresentanti dei sacchi ordinari di *Bellis*.

Nella figura 60 ho riprodotto la regione antipodale di un sacco un po' più adulto del precedente. Le sue cellule, le mediane in special modo, mostrano una tendenza ad aumentare di volume, per cui le pareti si presentano fortemente convesse sopratutto verso l'esterno, dove incontrano minore resistenza ad espandersi. Il medesimo fenomeno notiamo nella figura 61, accentuato specialmente nella cellula con tre piccoli nuclei molto ravvicinati fra loro e con citoplasma fortemente contratto (2). Che anche in questi due casi la regione antipodale risulti di vere antipodi mi sembra non si debba minimamente dubitare, perchè un confronto col caso rappresentato nella fig. 59 non ci mostra nessuna sostanziale differenza, all'infuori del leggiero aumento di volume dei singoli elementi.

Nella regione antipodale illustrata dalla figura 62 le quattro cellule superiori sono molto più piccole delle altre quattro, di cui l'inferiore è decisamente la più grande e possiede due nuclei, l'uno con aspetto normale, l'altro più o meno deformato. Comunque, queste cellule dimostrano di aver tutte lo stesso valore, di essere cioè tutte delle antipodi.

Un altro esempio di antipodi che ingrandiscono senza modificarsi profondamente nell'aspetto, in modo che sono come tali ancora facilmente riconoscibili, ci è offerto dalle figure 63 *a*, *b*, *c* che ho riprodotte da tre sezioni successive: la prima indica la parte fertile del sacco, che non ha ancora raggiunto le sue dimensioni definitive ma già possiede ben distinte le due sinergidi, l'oosfera ed il nucleo secondario; nelle altre due è contenuta la regione antipodale con due delle sue cellule molto voluminose, ma con scarso citoplasma, riccamente vacuolizzato e grosso nucleo.

(1) Carano E., *Ricerche sull'embriogenesi delle Asteracee.* Annali di Botanica, vol. XIII, 1915.

(2) Devo qui rilevare che il Palm frequentemente ha constatato che la membrana divisoria manca fra le diverse antipodi (l. cit., fig. 90), mentre io l'ho osservata sempre. Potrebbe ciò dipendere da differenza di comportamento fra il materiale studiato dal Palm e il mio; ma io inclino piuttosto a credere che dipenda da diversità della tecnica impiegata. Fissando, come ho fatto io il più delle volte, il materiale con miscela cromico-acetica e colorando con Ematossilina Delafield e Safranina, le membrane, sempre presenti, si sono tinte in un bel violetto, quantunque talora fossero esilissime.

Queste cellule occupano la porzione mediana della regione antipodale e sono separate fra loro da antipodi rimaste immodificate.

La figura 64, difficile a prima vista a comprendersi, non è che la riproduzione fedele di uno dei tagli attraverso la regione antipodale di un sacco adulto sezionato obliquamente: tre delle sue cellule, le inferiori nella figura, conservano l'aspetto ordinario di antipodi; le altre invece sono aumentate di dimensioni ed il loro nucleo mostrasi fornito di un vistoso nucleolo; sicchè chi non avesse seguito gli stadii precedenti, riescirebbe soltanto con una certa difficoltà a riconoscere anche in esse delle vere e proprie antipodi.

Nella figura 65 le antipodi modificate, in numero di due, sono collocate immediatamente al disotto della parte fertile del sacco e al di sopra di quattro altre antipodi con aspetto normale; però in una sezione precedente a quella da cui è stata tolta la figura si osserva una terza antipode ingrandita allo stesso livello delle altre due. Anche in questo caso la modificazione è abbastanza profonda; epperò con l'aiuto degli esempi precedenti, oltre che per la speciale ubicazione delle cellule, non si può diversamente interpretarle che come antipodi. Il nucleo di queste cellule è sempre fornito di un voluminoso nucleolo, ma mentre possiede limiti ben netti quello della cellula superiore, quello della inferiore si confonde col citoplasma circostante e, per la colorazione rossa diffusa che assume con la Safranina, dimostra di andare a male.

Un caso abbastanza interessante è quello riportato nelle figure 66 *a*, *b*: in alto si scorge lo strato interno del tegumento o epitelio *ep* (1) che cinge la porzione fertile del sacco; in basso la regione antipodale risultante in sezione di sette cellule, una delle quali, di gran lunga più voluminosa delle altre, si è ampliata sul lato esterno a spese dei tessuti del tegumento e sull'interno a spese delle antipodi attigue, alterandole più o meno profondamente. Il citoplasma di questa cellula è scarso e ridotto quasi ad uno straterello periferico; il nucleo sembra rappresentato dal solo grosso nucleolo (fig. 66 *b*), mentre la cavità nucleare mal si delimita dal circostante citoplasma. La regione antipodale, come si vede, è costituita in questo caso quasi interamente da una doppia fila di cellule; orbene è una cellula dell'ultima coppia quella che ingrandisce ed assume un aspetto differente dalle altre; ma se le

(1) Questo nome è senza dubbio poco appropriato, come del resto i tanti altri proposti per indicare lo strato interno del tegumento; ma, a mio avviso, preferibile forse a quello più generalmente usato di *tappeto*, che genera confusione col vero tappeto o strato nutritizio dello sporangio.

altre, come vi è ogni ragione di supporre, sono antipodi, non credo si possa escludere che tale sia anche quella ingrandita.

Talora per l'aumento di volume di parecchie antipodi, si determina fra esse una reciproca compressione, per cui si compenetrano, si deformano a tal punto, che riesce in seguito abbastanza difficile scorgerne i limiti. Uno di questi casi è riportato nella figura 67 *a*, da una sezione attraverso la regione antipodale di un sacco tagliato molto obliquamente. Due delle antipodi *a n* conservano ancora il loro aspetto normale; un' altra, nella parte superiore della figura, ha il contenuto ridotto ad una massa informe, che nella preparazione si è tinta fortemente in rosso con la safranina; le rimanenti, quale più, quale meno, si sono ingrandite; ma è difficile calcolarne il numero, tanto si sono alterate comprimendosi a vicenda; sembra però che non sieno meno di sette e tutte hanno scarso citoplasma. Di esse soltanto la centrale si mostra fornita di tre nuclei riconoscibili ai grossi nucleoli; ma osservando le sezioni precedenti e seguenti, si scorge anche per ciascuna delle altre un nucleo al solito rilevabile soltanto per il grosso nucleolo. Dello stesso sacco quattro altre antipodi non deformate *a n* si trovano alla base della cavità fertile (fig. 67 *b*).

Gli esempi sopra indicati, insieme con gli altri illustrati nella mia precedente nota, a me sembra parlino sufficientemente in favore della mia opinione.

Nonpertanto ho tenuto il massimo conto delle obiezioni del Palm, per sottopormi ad un'autocritica, che in casi simili riesce sempre molto proficua. Il Palm, come ho accennato nelle pagine precedenti, emise l'ipotesi, scartata poi nel secondo suo lavoro, che il caso offerto da *Bellis* potesse rientrare nel novero di quelli molto interessanti riscontrati dal Rosenberg in *Hieracium* (1).

Il Rosenberg, come ho più volte ricordato, ha notato che in al-

(1) Colgo qui l'opportunità per indicare l'errore in cui è caduto il Palm nel primo dei suoi lavori più volte citati (pag. 17) nell'interpretare la figura 3 della mia nota. Egli immagina l'« Extra-Embryosack » come perfettamente isolato dal sacco normale non solo per mezzo dello strato interno del tegumento o epitelio, ma anche per mezzo di « *cellule della nucella* ». A parte il fatto che queste cellule essendo all'esterno dell'epitelio non possono appartenere alla nucella, bensì allo stesso tegumento, è inesatto pensare alla separazione delle due cavità semplicemente in base all'esame della mia figura, in cui io non ho rappresentato che quel che si vede in un'unica sezione. Se non lo avessi ritenuto ovvio e quindi superfluo, avrei potuto disegnare le sezioni successive per mostrare che gradualmente gli strati di separazione scompaiono e le due cavità vengono a contatto.

cune specie di *Hieracium* il sacco embrionale procede normalmente da una megaspora della tetrade, mentre in altre specie, oltre al sacco normale, se ne forma un altro aposporicamente da una cellula della regione della calaza, o da una cellula del tegumento, o infine da una cellula dell'epidermide nocellare. Questo sacco, che convive col sacco normale o lo sostituisce completamente, schiacciandolo, differisce da quello nell'avere nuclei diploidi invece che aploidi, ma quanto alla struttura è uguale, risultando di due sinergidi, di un'oosfera, di due nuclei polari, che più o meno presto si fondono, e di tre antipodi. Paragonando ora le figure 1 e 3 della mia nota con alcune del Rosenberg, realmente si prova a tutta prima l'impressione che vi sia una certa corrispondenza; il che appunto ha permesso al Palm di affermare: « tatsächlich zeigen Carano's Bilder eine recht grosse Ähnlichkeit mit denen von Rosenberg über *Hieracium excellens* » e di pensare quindi ad una comunità di origine delle due formazioni. Ma un'apparente rassomiglianza nell'aspetto di due strutture può essere determinata da cause ben differenti: in *Hieracium* i sacchi embrionali aposporici si originano contemporaneamente o quasi ai sacchi normali, mentre in *Bellis* le anomalie insorgono a sviluppo completo del sacco. Inoltre, mentre i sacchi aposporici di *Hieracium*, all'infuori del numero diploide di cromosomi, hanno una costituzione normale, in *Bellis* le cavità al di sotto della parte fertile del sacco dimostrano una grande variabilità nella loro struttura. Perciò, ritenendo queste cavità per « akzessorische Embryosäcke », come vuole il Palm, altra caratteristica comune essi non avrebbero fra loro che quella d'ingrandire più o meno considerevolmente, liberi poi di modellarsi in modi differenti, alcuni limitando tutta la loro evoluzione al semplice aumento di volume, altri spingendosi fino alla formazione di una oosfera (1), altri fino alla formazione di una oosfera e di un nucleo secondario, nessuno fino alla costituzione di un tipico gametofito femmineo, pur trovandosi tutti in una posizione vantaggiosa per essere nutriti abbondantemente e per svilurparsi quindi normalmente, cioè nella regione della calaza. In ogni modo questi sacchi avrebbero nel massimo della

(1) Questo è il caso illustrato nella figura 3 della mia nota. Nella parte inferiore di questa figura ho disegnato due cellule ridotte a due masse informi, che per allora io interpretai come due antipodi contenute nella medesima grande cavità in cui era contenuta la oosfera. Ora, dopo aver riveduto diligentemente il preparato, nòn sono ancora in grado di poter affermare se queste cellule realmente si trovino all'interno, o non piuttosto all'esterno di detta cavità; forse sarei più incline per la seconda ipotesi.

complicazione (quando cioè sono forniti di una oosfera e di un nucleo secondario) una struttura abbastanza singolare che non trova riscontro in sacchi embrionali nè di altre Asteracee, nè delle Angiosperme finora studiate (1); e nel caso di minore complicazione (quando cioè posseggono soltanto un nucleo fornito di un voluminoso nucleolo) una struttura che non è certamente comune ai sacchi embrionali sia pure «accessorî», bensì è comune alle antipodi, per le quali si conoscono numerosi esempi di ingrossamenti considerevoli, seguiti sovente da ipertrofia del nucleo e del nucleolo.

Il Palm deplora nel suo primo lavoro (pag. 18) che nella mia nota non vi sia alcun accenno al numero dei cromosomi nei nuclei di questi «sacchi embrionali accessorî». La ragione è che non mi è mai capitato d'incontrarvi una figura cariocinetica. E questa sarebbe per me un'altra prova, sia pure indiretta, per ritenere le cellule in questione come antipodi modificate, non avendo neanche nelle antipodi dei sacchi normali di *Bellis* quasi mai riscontrato dei nuclei in divisione mitotica, ma invece frequentemente figure amitotiche (2). È probabile però, data la notevole scarsità di cromatina, come ho fatto a più riprese notare nella descrizione delle figure, che il numero dei cromosomi in questi nuclei sia aploide come quello degli altri nuclei del sacco.

Nei numerosi casi studiati dal Rosenberg in *Hieracium* mai si è presentato, oltre al sacco normale, più di un sacco aposporico; in *Bellis* invece molto frequentemente parecchie cellule ingrandiscono al di sotto della parte fertile del sacco, e - fatto costante - coll'aumentare del numero di queste cellule così modificate, diminuisce il numero delle antipodi normali. Inoltre le

(1) Il Dahlgren ha recentemente osservato nelle Plumbaginee che il sacco embrionale a completo sviluppo spesso contiene soltanto l'oosfera e il nucleo secondario; ma un sacco siffatto ha tutt'altro modo di origine che i presunti sacchi di *Bellis*. Nelle Plumbaginee la cellula madre per divisione etero-omeotipica non dà origine a quattro distinte megaspore, bensì a quattro nuclei megasporiali, i quali, rimanendo nella medesima cavità, diventano direttamente uno l'oosfera, l'altro l'unica antipode che spesso va a male, e gli altri due, fondendosi, il nucleo secondario del sacco. (*Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales.* Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. 56, 1916.

(2) Tale constatazione fatta in numerosissimi casi m'indusse ad affermare che le tre primitive antipodi in *Bellis* si moltiplicano per divisione amitotica del nucleo, a cui tien dietro la formazione della parete (*Sulla divisione cellulare che segue all'amitosi nelle antipodi di Bellis perennis.* Rend. R. Acc. Lincei, Cl. Sc. Fis.-Mat.-Nat., serie V, vol. XXIII, 2° sem., 1914, pag. 514. *Ricerche sull'embriogenesi delle Asteracee.* Annali di Botanica. Vol. XIII, 1915, pag. 258).

antipodi che conservano l'aspetto ordinario non occupano, come è facile rilevare dalle figure, sempre una posizione determinata, ma o si trovano immediatamente al disotto della parte fertile del sacco, oppure in parte qui e in parte all'estremità inferiore della regione antipodale, essendo i due gruppi separati l'uno dall'altro dalle cellule che ingrandiscono (fig. 67 *a*, *b*); oppure soltanto nella parte inferiore della regione antipodale e separate dalla parte fertile per mezzo delle cellule che ingrandiscono (fig. 65); oppure infine sparse irregolarmente fra le grosse cellule (fig. 64). Questa promiscuità di elementi ingranditi e di antipodi ordinarie, la relazione fra l'aumento del numero degli uni e la diminuzione del numero delle altre, non saprei altrimenti spiegare, che ammettendo una comunanza di origine.

D'altronde lo stesso Palm ha in seguito, nel suo secondo lavoro, escluso l'idea dell'origine aposporica dei « sacchi embrionali accessorî » di *Bellis*, per sostenere invece che essi provengono dalle altre megaspore al di sotto della megaspora micropilare, la quale produrrebbe il sacco normale. La sua opinione si basa, come abbiamo visto, sopra un unico caso molto adulto non solo, ma anche troppo complicato perchè possa permettere soltanto la interpretazione che egli ne dà; anzi io esprimo il dubbio che proprio questa interpretazione non sia la più esatta, richiedendo una buona dose di immaginazione per scorgere i limiti fra i prodotti delle diverse megaspore.

Io non so se il caso offertosi al Palm ripeta la medesima origine di quelli da me osservati. A giudicare dalla sua figura non sembrerebbe, essendo il caso del Palm, almeno nell'apparenza, molto più complicato. E allora, per spiegarlo, l'ipotesi più attendibile, secondo me, è che ci troviamo di fronte al risultato dello sviluppo di due megaspore appartenenti non alla stessa tetrade, come ammette il Palm, ma a due tetradi distinte. Io infatti ho osservato, ma soltanto come rara eccezione, in alcuni ovuli la presenza di due cellule madri, e in altri ovuli più adulti la presenza di due ben distinte tetradi di megaspore (fig. 68). Nella figura 69 si vede che la divisione delle due cellule madri non sempre si compie contemporaneamente, avendo l'una già prodolta la tetrade, mentre l'altra è ancora in procinto di dividersi. Essendo questi esempi abbastanza rari a rinvenirsi, non ho potuto seguire grado a grado l'ulteriore comportamento delle due tetradi; però in due casi ho visto che di ciascuna tetrade le megaspore verso il micropilo erano le prime a disorganizzarsi; anzi in uno di questi casi persisteva e si accresceva considerevolmente per ciascuna tetrade la mega-

spora calazale, mentre le altre erano quasi distrutte e mostravansi al solito come masse informi, che avevano assorbito avidamente la safranina, tingendosi in rosso intenso. Immaginiamo che queste megaspore calazali si fossero potute accrescere, e avremmo avuto la formazione di due sacchi embrionali più o meno paralleli fra loro, quale forse può essere il caso riscontrato dal Palm.

In conclusione dunque dopo una diligente disamina delle osservazioni critiche del Palm ed un'accurata revisione del mio materiale, devo riaffermare la mia primitiva opinione, e cioè che le grandi cellule, che si riscontrano anormalmente al disotto della porzione fertile del sacco embrionale di *Bellis perennis*, sono delle antipodi modificate e non delle megaspore a sviluppo più o meno limitato, sorelle del sacco normale, come ammette l'embriologo svedese.

Prima di chiudere questo capitolo sulle anomalie di *Bellis perennis*, accennerò a qualche altro particolare degno di considerazione. Non di rado in alcuni sacchi embrionali si produce normalmente l'albume per divisione del nucleo secondario, ma non si forma l'embrione. Degli achenî in tali condizioni possono perfino raggiungere un completo sviluppo, mostrando cioè il sacco embrionale regolarmente ingrandito, tanto da occupare l'intero spazio limitato dalla parete del frutto, e ricolmo di albume, ma senza alcuna traccia di embrione. In altri sacchi invece si sviluppa l'embrione fino al punto da mostrare già le prime bozze delle foglie cotiledonari, senza che il nucleo secondario si divida.

Il caso più caratteristico però è quello già ricordato nella mia nota (1), ossia di un achenio il quale possedeva un sacco embrionale ripieno soltanto di albume, mentre un embrione per via avventizia si era sviluppato all'esterno del sacco, da una cellula profonda del tegumento (figura 1). L'asse longitudinale dell'embrioncino era ad un dipresso parallelo a quello del sacco, quindi essendo stato tagliato trasversalmente l'achenio, anche l'em-

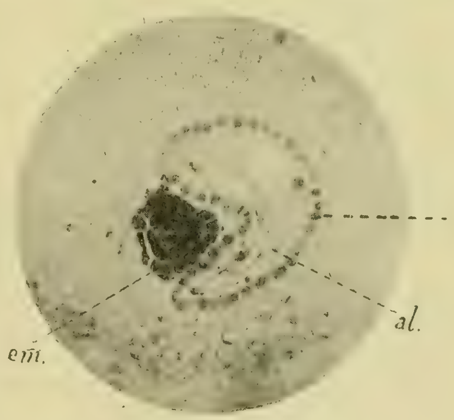


Fig. 1. — Sezione trasversale in un giovane achenio di *Bellis perennis*. *em* embrione che si sviluppa all'esterno del sacco embrionale; *al.* albume; *e* epitelio.

(1) CARANO E., *Su particolari anomalie*, ecc., pag. 439.

brioncino si presenta nel fotogramma fig. 1 del testo in sezione trasversale coi suoi tre istogeni, dermatogeno, periblema e pleroma, ben manifesti e concentricamente disposti. Per quanto mi consta, questo sarebbe il primo caso finora segnalato nelle Asteracee di embrioni di origine estrasaccale; esso però differisce dai consimili descritti per altre piante in ciò che l'embrione, crescendo, non penetra successivamente nel sacco embrionale, ma rimane invece sempre all'esterno di esso, soltanto determina col suo accrescimento tale pressione da deformarlo e fargli assumere, in sezione, una figura di cornamusa, circoscritta alla periferia dalle cellule dello strato interno del tegumento *e*.

Erigeron glabellus.

Questa pianta è molto più interessante delle precedenti, sia per ciò che riguarda la regione antipodale, sia per parecchie altre caratteristiche embriologiche e citologiche. È una specie originaria del Nord-America, che noi coltiviamo da molti anni nel nostro Orto botanico. L'epoca normale della sua fioritura nel nostro clima è compresa fra la fine di maggio e i primi di luglio; talora però la caduta delle prime acque autunnali promuove la produzione di nuovi ma rari getti fioriferi. È una pianta veramente vistosa per l'abbondanza e le dimensioni delle sue eleganti calatidi, le quali misurano circa quattro centimetri di diametro e sono fornite alla periferia di numerosi fiori a linguette molto lunghe ed esili, di un color violetto pallido e nel disco di fioretti tubulosi gialli. Una figura molto buona ed un'accurata descrizione di questa pianta è riportata nel *Curtis's Botanical Magazine* (1).

Nelle sezioni di giovanissime calatidi risalta subito all'interno dell'epidermide delle grosse bozze nocellari la presenza di numerose cellule madri delle megaspore. L'esistenza di un archesporio pluricellulare è un fenomeno non raro nelle Asteracee, che si ritengono fra le famiglie più evolute delle Dicotiledoni; quindi a me sembra si renda sempre meno sostenibile l'ipotesi che un tale carattere sia indice di una organizzazione inferiore. Nella nostra pianta il numero delle cellule madri delle megaspore è variabile, ma certamente molto considerevole, perchè io ne ho contate in alcune nocelle fino a undici. Tutte queste cellule si comportano allo stesso modo, cioè attraverso gli stadî della divi-

(1) II Series, vol. III, n. 2923, 1829.

sione allotipica generano, nel modo che indicherò più avanti, le spore. Però le fasi di questa divisione non si compiono contemporaneamente nelle diverse cellule, bensì, come indica la figura 70, mentre una ha il suo nucleo nello stadio di spirema (c), un'altra (c') lo ha in uno stadio alquanto più adulto, cioè di filamenti appaiati, un'altra ancora nello stadio di diacinesi (c'') e finalmente una quarta ha già subìto la divisione eterotipica ed è per compiere anche la omeotipica, essendo già costituiti i nuclei megasporiali, collegati però ancora dalle fibre del fuso (c''').

La presenza nello stesso ovulo di numerose cellule madri di grandi dimensioni e in stadi differenti di sviluppo, mi ha permesso di seguire molto da vicino le diverse fasi della divisione meiotica e di formarmi su questo interessante quanto discusso argomento un criterio personale.

Fra i numerosi lavori che hanno trattato della meiosi, parecchi ve ne sono che riguardano in modo particolare le Asteracee; così quelli del Juel, del Rosenberg, del Lundegard, del Beer, dell'Osawa, della Digby e del Tahara.

Accennerò in seguito a ciascuno di questi lavori, ma posso dire sin da ora che le conclusioni a cui essi portano sono contradditorie, in quanto anche nelle Asteracee urtano fra loro le due teorie dominanti circa la genesi dei gemini o cromosomi bivalenti.

Com'è noto, secondo la prima di queste teorie, che fa capo al Grégoire (1), si ammette che nel nucleo della cellula madre delle spore (o gonotoconto), che si accinge alla divisione riduzionale, i filamenti cromatici di due spiremi rappresentanti i cromosomi di origine paterna e materna si avvicinano e si associano due a due, disponendosi parallelamente (lato a lato), in modo da costituire tante coppie. La unione fra i costituenti di ciascuna coppia può diventare così intima che ne risulta un grosso filamento apparentemente unico (pachitene), in cui però più tardi la dualità ricompare e i singoli filamenti, ingrossandosi e accorciandosi, diventano gli elementi di ciascun gemino. Quanto al tempo in cui si compie l'appaiamento, si è d'accordo fra i sostenitori di questa teoria nello stabilirlo all'inizio della profase; soltanto che, mentre alcuni scorgono fin nel nucleo in riposo del gonotoconto dei centri di accumulo di sostanza cromatica appaiati, i cosidetti procromosomi,

(1) GRÉGOIRE, V., *Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique* (Seconde mémoire). « La Cellule », t. XXVI, 2e fascicule, 1910.

altri non osservano da principio che un fine reticolo cromatico, risolventesi poscia in filamenti sottili che si appaiano longitudinalmente, il momento culminante dell'appaiamento coincidendo con lo stadio della sinapsi.

Secondo l'altra teoria, di cui i più strenui sostenitori sono il Farmer e i suoi discepoli (1), nel nucleo del gonotoconto in procinto di dividersi i filamenti rappresentanti i cromosomi si associano, ma non parallelamente, bensì capo a capo. Inoltre questi filamenti mostrano da principio una natura doppia dovuta ad una precoce autentica scissione longitudinale di essi in due metà, identica perfettamente a quella della profase di una ordinaria divisione equazionale e che prelude alla formazione dei cromosomi figli della divisione omeotipica. In ciò precisamente risiede il punto più controverso fra le due teorie, essendo quello che per la prima teoria è interpretato come un appaiamento longitudinale di due distinti filamenti, un vero e proprio sdoppiamento di un filo unico per la seconda. Più tardi, nel corso della profase eterotipica, questa dualità dovuta ad un precoce sdoppiamento scompare e si effettua uno stadio detto di seconda contrazione (seconda sinapsi), ritenuto senza importanza dai fautori della prima teoria, importantissimo invece da quelli della seconda, perchè durante esso il filamento nucleare, apparentemente continuo per l'attestarsi dei cromosomi, si contrae in modo da dare origine a tante anse irradianti più o meno da un centro comune verso la periferia della cavità nucleare. Le branche di ciascun'ansa, corrispondenti a due cromosomi messi capo a capo, si accostano e isolandosi dal resto del filo formano un gemino. Dunque una seconda differenza fra le due teorie è che secondo l'una i gemini hanno origine in uno stadio molto precoce, secondo l'altra in uno stadio abbastanza avanzato della profase.

Per riguardo alle Asteracee, sostenitori della prima teoria sono il Rosenberg, il suo scolaro Lundegard e l'Osawa; della seconda il Beer e la Digby. Il Juel e il Tahara assumono una posizione non bene definita fra le due tendenze, benchè più tardi in lavori posteriori, il primo di questi autori si mostri evidentemeute favorevole alla seconda teoria.

Nelle ricerche dei suddetti autori sono state prevalentemente prese in considerazione le cellule madri delle microspore, per l'ovvio motivo che nello stesso sacco pollinico è facile sorpren-

(1) Farmer F. B. and Moore A. C., *On the maiotic Phase (Reduction division) in animals and plants.* Quart. Journ. micr. Science, vol. XLVIII, 1905.

dere stadi diversi di divisione; per la stessa ragione, come ho detto più sopra, io ho creduto opportuno studiare i fenomeni di divisione nelle numerose cellule madri delle megaspore di ciascun ovulo. Illustrerò questi fenomeni con la maggiore obiettività astraendo da qualsiasi preconcetto.

Il nucleo della cellula madre delle megaspore mostra al primo inizio della profase eterotipica in una sezione mediana (fig. 71) un contorno quasi circolare e nell'interno una struttura che in altro modo non si può definire che come lassamente reticolata. Alla periferia i punti d'incontro delle maglie del reticolo, o forse meglio i granuli in corrispondenza dei quali è maggiormente addensata la cromatina, si presentano, com'è naturale, più fitti e sono collegati con quelli più radi centrali da sottili filamenti che si tingono molto più debolmente dei granuli. Qua e là ho notato una tendenza ad un decorso parallelo dei filamenti, ma non posso assicurare che questo sia un fenomeno regolare e costante. Come pure, per quanto abbia ricercato, non mi sono mai imbattuto in una struttura che ricordasse i procromosomi del Rosenberg e del Lundegard. Oltre al reticolo spicca nella cavità nucleare un unico voluminoso nucleolo.

A questo stadio segue una graduale contrazione del reticolo che culmina nello stadio della sinapsi, durante il quale la cavità nucleare ingrandisce, mentre tutta la massa cromatica si raccoglie in un complesso abbastanza compatto in un punto periferico della cavità nucleare. A contatto di questa massa si osserva il nucleolo. Data la frequenza con cui si riscontra, la sinapsi deve essere lo stadio di maggiore durata della profase eterotipica. Anche nel momento della massima contrazione ho sempre osservato nella massa una struttura filamentosa, specialmente verso la periferia, dove qualche tratto di filamento si rende meglio evidente. Man mano che lo stadio di sinapsi diventa adulto, la struttura filamentosa si fa sempre più manifesta, assumendo la massa cromatica l'aspetto di un fitto groviglio di filamenti che tendono ad ingrossarsi e dei quali i più esterni sono sempre i meglio individuati (fig. 72). I punti più scuri disegnati nel centro della massa corrispondono alle sezioni ottiche dei filamenti.

Gradualmente i filamenti del complicato intreccio sinaptico si individuano per lunghi tratti e alcune anse, partendo dal punto più compatto della massa, irradiano nella cavità nucleare, raggiungendo la periferia (fig. 73). Mai ho osservato in questi fili alcun indizio di natura doppia; invece ho sempre notato una costituzione a rosario, determinata dal succedersi lungo i fili di nu-

merosi punti più fortemente colorabili, perciò una evidente struttura a cromomeri. Il nucleolo persiste tuttora ed è a contatto con la massa più aggrovigliata dei filamenti.

Uno stadio che verosimilmente segue subito a quello sopra descritto, è rappresentato nella figura 74: durante questo stadio tutta la cavità nucleare, per il graduale svolgimento della massa filamentosa, è attraversata da lunghi tratti di filamenti, la maggior parte dei quali foggiati ad ansa con la convessità rivolta alla periferia, anzi addossata alla membrana nucleare e con le branche confluenti verso un punto comune a contatto col grosso nucleolo. È questo lo stadio indicato ordinariamente col nome di gomitolo o spirema, ed è anch'esso, come lo stadio precedente, caratterizzato da una distinta, anzi più accentuata struttura a cromomeri nei filamenti, che intanto son diventati più grossi e più corti. Avendo incontrato molti nuclei in questo stadio, ho messo speciale attenzione per scorgere se le diverse anse dello spirema presentassero delle interruzioni, oppure fossero saldate in un filamento unico, continuo. Se mi pronunziassi recisamente per l'una o per l'altra di queste due ipotesi, non sarei coscienzioso; però, attenendomi a ciò che ho veduto, credo di essere più vicino alla realtà, sostenendo che il filo sembra continuo. Il nucleo riprodotto nella figura 74 era interamente compreso in una unica sezione; perciò ho procurato di seguire nei limiti del possibile i diversi filamenti nel loro percorso, e confesso di aver sempre notato che anche là dove a tutta prima poteva sembrare trattarsi della estremità libera di un filamento, questa non era che la sua sezione ottica nel punto ove esso cambiava direzione. Nella figura 74 a destra si osservano quattro estremità apparentemente libere; di esse le due superiori ben presto confluiscono per formare l'arco di un'ansa, le altre due invece continuano e si svolgono in due filamenti indipendenti, di cui non sono riuscito a seguire tutto il tragitto.

Dallo stadio di spirema a quello riprodotto nella figura 75, il passaggio dev'essere diretto, benchè nell'aspetto essi differiscano abbastanza: infatti mentre durante lo stadio di spirema, vi è una eguale distribuzione dei filamenti nella cavità nucleare, in modo che tutta ne rimane pervasa, nello stadio della figura 75 l'intera massa cromatica ha subito una contrazione, determinata principalmente dall'appaiamento delle branche di ciascuna ansa; ciò che ha per effetto la formazione di aree vuote tra una coppia e l'altra di filamenti. Le due figure 74 e 75 sono state disegnate al medesimo ingrandimento; la differenza di dimensioni dei due nuclei

dipende da ciò che le cellule madri e quindi i rispettivi nuclei variano di grandezza da un ovulo all'altro e talvolta anche nel medesimo ovulo. L'appaiamento dei fili è molto ben manifesto nella figura 75 in quelle anse di cui non si scorge che un tratto soltanto (nella parte superiore e a sinistra della figura).

Quanto mai dimostrativo riesce lo stadio illustrato dalla figura 76: qui la contrazione subìta dalla massa dei filamenti e l'appaiamento di essi non potrebbe essere più evidente; anzi l'impressione che si prova è che tutta la massa filamentosa, paragonata con quella dello stadio della figura 74, si adatti ad occupare metà dello spazio che occupava prima nella cavità nucleare, mentre i filamenti appaiati si mostrano più grossi e con la solita struttura a cromomeri degli stadi precedenti.

Infine i filamenti appaiati si frammentano, formando nove coppie che io ho potuto contare con grande facilità (fig. 77 *a*, *b*, *c*). Le figure 77 *a* e 77 *b* sono tolte da una medesima sezione vista a fuochi differenti; la figura 77 *c* da una sezione successiva. La coppia marcata col numero 9 è compresa in due sezioni. Gli elementi di ciascuna coppia sono più grossi e più tozzi dei filamenti della figura 76; inoltre le coppie mostransi di lunghezza differente fra loro. Queste coppie non sono che i primordî dei gemini, i quali diventano visibili in uno stadio di poco più adulto, quello cioè della diacinesi, in cui essi mostransi più o meno regolarmente distribuiti alla periferia della cavità nucleare (fig. 78). I nove gemini, dei quali uno è segnato con un asterisco, perchè si trova ad un fuoco molto diverso dagli altri, sono ad un dipresso tanto lunghi quanto larghi per il considerevole accorciamento subìto dai filamenti; però in ciascuno di essi si scorgono benissimo i due cromosoni associati. In questo stadio il nucleolo persiste ancora, senza che dimostri alcuna speciale modificazione.

Fin qui dunque ho illustrato puramente e semplicemente i diversi aspetti del nucleo della cellula madre delle megaspore secondo la successione dei fenomeni che in esso si compiono durante la profasi eterotipica.

Se ora devo esprimere il mio parere circa il modo di origine dei gemini, non posso che dichiararmi favorevole alla seconda delle teorie suindicate, riconoscendo una grande importanza allo stadio cosidetto di « seconda contrazione », come quello che precisamente determina la formazione dei gemini stessi.

Vediamo ora un po' da vicino quali sono i pareri degli autori che si sono occupati di questo stesso argomento nelle Asteracee.

Il Rosenberg (1) ha osservato più volte lo stadio di seconda contrazione, ma non lo ritiene un fenomeno costante, nè perciò indispensabile per la produzione dei gemini. Ne fanno fede sopratutto le sue ricerche su *Tanacetum* e su *Crepis virens*. Questa seconda pianta è fornita del minor numero di cromosomi finora noto nelle piante superiori e cioè di sei cromosomi per i nuclei diploidi e di tre per i nuclei aploidi; perciò ha offerto al Rosenberg l'opportunità di studiare l'evoluzione dei gemini fin dai più giovani stadi della profasi eterotipica. Fra le altre prove contro la teoria del ripiegamento e contro lo stadio di seconda contrazione da essa ammesso, il Rosenberg riporta delle misurazioni eseguite sulla lunghezza dei cromosomi in diversi momenti del loro sviluppo, cioè dal primo loro individuarsi fin quasi alla diacinesi; da queste misurazioni risulta che la lunghezza diminuisce gradualmente, mentre se vi fosse ripiegamento, dovrebbe diminuire bruscamente. Benchè l'autore non escluda delle cause di errore col suo metodo, crede tuttavia di poter concludere: « Eine Umbiegung der Spiremfäden findet bei *Crepis virens* nicht statt ».

Dello stesso avviso è il Lundegard, il quale scrive: « Ich will unten zu zeigen versuchen, dass die *second contraction* eine ganz sekundäre Erscheinung ist »; e più oltre: « Ebensowenig wie bei *Trollius* habe ich bei den Compositen gefunden, dass dieses Stadium etwas spezifisch Eigentümliches mit sich bringe » (2).

Il Lundegard in sostanza nega allo stadio di seconda contrazione qualsiasi speciale significato nella formazione dei gemini, ritenendolo semplicemente, quando si manifesta, come un fenomeno secondario, per cui i cromosomi appaiati assumerebbero del tutto passivamente una posizione più o meno raggiata nella cavità nucleare allorchè si accorciano e si ispessiscono. Il Rosenberg e il Lundegard, seguaci della prima teoria, fanno invece risalire l'origine dei gemini ad uno stadio molto più precoce della profase eterotipica, durante il quale i filamenti cromatici non ancora ben individuati si mostrerebbero già appaiati parallelamente; anzi essi scorgono perfino nel nucleo in riposo del gonotoconto dei corpi cromatici in coppie, i « procromosomi ».

(1) Rosenberg O., *Zur Kenntnis der präsynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung.* Svensk Bot. Tidskrift, Bd. I, 1907, pag. 406-407. — II. *Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen.* Ibid., Bd. III, 1909, pagine 69-70, 75.

(2) Lundegard H., *Über Reduktionsteilung in der Pollenmutterzellen einiger dicotylen Pflanzen.* Svensk Bot. Tidskrift, Bd. III, 1909, pag. 107, 112, 117, 119.

L'Osawa (1) ha studiato due specie di *Taraxacum*, e cioè *T. platycarpum* e *T. albidum*, la prima normalmente sessuata, la seconda apogama. In entrambe egli ha seguito la divisione della cellula madre delle micro- e delle megaspore; ma qui a noi non interessa che il caso normale presentato da *T. platycarpum*. Tanto nella micro- che nella megasporogenesi le cose procedono allo stesso modo: in uno stadio molto giovane della profase eterotipica il nucleo mostra un fine reticolo di linina, su cui sono sparsi dei granuli di cromatina, i quali ingrandiscono e potrebbero omologarsi, secondo l'Osawa, coi procromosomi dell'Overton. Il reticolo si contrae nello stadio di sinapsi e poi si svolge in un filamento, che si distribuisce in tutta la cavità nucleare, ed ha da principio una natura doppia. Tale duplicità scompare in seguito e si forma un filo apparentemente unico che si accorcia ed ingrossa. Ben presto però la natura doppia ricompare ed il filamento si rompe in otto cromosomi bivalenti. Le osservazioni dell'Osawa sono dunque anch'esse conformi allo schema ammesso dalla prima teoria.

Il Beer però non giunge al medesimo risultato degli autori precedenti (2). Egli, iniziando le sue ricerche, si proponeva di studiare la struttura e lo sviluppo della membrana nei granelli di polline delle Asteraceae, convinto che riguardo ai fenomeni della divisione riduzionale non avrebbe avuto nulla da aggiungere a ciò che aveva appreso dalla lettura dei lavori del Rosenberg e del Lundegard.

Senonchè presto si accorge che i suoi preparati non gli permettono di associarsi alle vedute di questi autori; ed allora crede opportuno di prendere in considerazione anche tali fenomeni, studiandoli sopratutto nelle stesse specie precedentemente esaminate dal Rosenberg e dal Lundegard o in specie affini. Dal complesso dei fatti osservati egli è portato a concludere che nel nucleo del gonotoconto in procinto di dividersi non vi è appaiamento parallelo di filamenti prima della sinapsi, e che il processo che opera la formazione dei gemini è la « seconda contrazione ».

Anche il Juel si è occupato della divisione riduzionale nelle Asteraceae; però in questo argomento l'illustre autore non porta quella chiarezza di vedute e quella precisione che tanto lo distinguono. Egli infatti, accennando alle due teorie dominanti, si di-

(1) Osawa J., *Studies on the cytology of some species of Taraxacum*. Archiv für Zellforschung, Bd. X, 1913, pag. 450-469.

(2) Beer, R. *Studies in spore development*. II. *On the structure and division of the nuclei in the Compositae*. Annals of Botany, vol. XXVI, 1912, p. 705.

chiara favorevole alla prima, mentre in realtà le sue descrizioni e le sue figure parlano più in sostegno della seconda (1). Consideriamo ad esempio quanto il Juel riferisce a proposito della microsporogenesi di *Hieracium umbellatum*. Egli parte dallo stadio di sinapsi, durante il quale il nucleo della cellula madre delle microspore mostra « un filamento nucleare sottile, semplice » contratto in un canto della sua cavità. In seguito la cellula madre cresce di dimensioni e per districamento della sinapsi il suo nucleo passa nello stadio di « doliconema ». Con questo termine il Juel indica quell'aspetto del nucleo che dagli altri autori viene indicato col nome di spirema, per la ragione che, secondo lui, lo spirema è proprio del nucleo in divisione tipica (o vegetativa), quando cioè il filamento cromatinico mostrasi distribuito esclusivamente lungo la parete nucleare, mentre nel nucleo in divisione eterotipica il filamento si distende uniformamente non solo lungo la parete ma anche nella cavità nucleare. Lo stadio di doliconema si manifesta tipicamente, secondo Juel, con due aspetti differenti e successivi, vale a dire dapprima con l'aspetto di « leptonema » (2), ossia di filamento sottile, semplice, poscia con quello di « pachinema », ossia di filamento il doppio più grosso e più corto di quello del leptonema, perchè risulta appunto dall' unione di due tratti di filamento del leptonema. In *Hieracium umbellatum* il Juel dichiara che il doliconema nelle cellule madri del polline si mostra solo con l'aspetto di leptonema, mai con quello di pachinema, forse per il troppo rapido succedersi degli stadi. Infatti al leptonema segue direttamente per appaiamento longitudinale ed ingrossamento dei fili lo stadio di « strepsinema », durante il quale si individuano e si isolano le singole coppie di filamenti che diverranno i gemini.

Allora a me sembra che il leptonema del Juel corrisponda perfettamente allo stadio di spirema indicato dai seguaci della seconda teoria e che l'accoppiamento e l' ingrossamento dei fili del leptonema per produrre lo strepsinema trovi il suo stadio omologo nel processo di « seconda contrazione » ; ciò che d'altronde è nel modo più chiaro e preciso dimostrato dalle figure 39, 40 e 41 del suo lavoro. La figura 41 è corrispon-

(1) Juel H. O., *Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und anderen Cichorieen*. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. 39, 1905, pag. 1-21.

(2) È qui da notare che il Juel impronta dei nomi alla terminologia dei parasindetisti ossia dei sostenitori della prima teoria, ma non li adopera con lo stesso significato, ciò che del resto egli chiarisce nella introduzione del suo lavoro (pag. 4).

dente alla mia 76 e non diversifica in nulla da quelle riportate dagli altri autori per la « seconda contrazione ». Il Juel ha studiato brevemente sotto il medesimo punto di vista anche *Crepis tectorum*. Orbene la stessa impressione che ho provata io dalla lettura di *Hieracium umbellatum*, ha provata il Rosenberg riguardo a *Crepis tectorum*, e cioè che, secondo la descrizione del Juel, la formazione dei gemini in questa pianta segue il processo ammesso dai sostenitori della seconda teoria.

Si può quindi realmente affermare che le osservazioni del Juel, checchè ne pensi l'autore, sono più favorevoli alla seconda teoria che alla prima.

E che sia proprio così è dimostrato all'evidenza da un lavoro posteriore del Juel su *Saxifraga granulata* (1). I fenomeni che egli osserva nella divisione della cellula madre delle megaspore sono essenzialmente quelli osservati in *Hieracium umbellatum*. « Meine Auffassung », egli scrive, « von der heterotypischen Chromosomenbildung bei *Saxifraga* ist also, dass der Kernfaden in einem relativ späten Entwicklungsstadium, nämlich am Ende der Dolichonemaphase, sich durch Zusammenlegen verdoppelt. Dieses Zusammenlegen findet aber nicht wie ich es bei *Hieracium* angenommen habe, in der ganzen Länge des Fadens statt, sondern ist wahrscheinlich mit Umbiegungen desselben an mehreren Stellen verbunden ». E più oltre, parlando degli autori coi quali egli è d'accordo, aggiunge: « Aber auch mit der von Farmer und Moore verteidigten Ansicht über denselben Vorgang scheint mir meine oben mitgeteilte Vorstellung über den Verlauf bei *Saxifraga* in dem wichtigsten Punkte übereinzustimmen... ». Dichiarandosi favorevole alle vedute del Farmer e del Moore cioè dei fautori più strenui della *metasindesi*, come anche è stata chiamata la seconda teoria in opposizione alla prima indicata col nome di *parasindesi*, risulta chiaramente qual'è la opinione attuale del Juel, e quella apparente indecisione che era prima nel suo lavoro sulle Composte scompare del tutto nel lavoro su *Saxifraga*. Un fenomeno però il Juel confessa di non aver mai scorto, quello della precoce scissione dei filamenti ammesso dai metasindetisti e che allude alla formazione dei cromosomi figli della divisione omeotipica. Ma siccome questa scissione precoce si effettua molto per tempo, prima assai della sinapsi, « so bedauere ich », dice il Juel, « dass ich diese

(1) Juel H. O., *Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata.* Nova Acta R. Soc. Scient. Upsaliensis. Ser. IV, Vol. I, n. 9, 1907, pagina 1-41.

früheren Entwicklungsstadien bei *S. granulata* nicht untersuchen konnte. Vielleicht hätte sich dann diesen Gegensatz erklärt».

Ho voluto trattenermi un po' diffusamente sulla opinione del Juel perchè le mie osservazioni si avvicinano assai alle sue, anzi nei punti essenziali posso dire che coincidono.

Più difficile è afferrare il concetto che si è formato il Tahara della divisione riduzionale nelle Asteracee (1). Sembra che anch'egli sia più per la seconda teoria, perchè parla di riunione «capo a capo» dei cromosomi e di uno stadio di seconda contrazione, durante il quale si formerebbero «9 looped or ring-shaped portions; thus in the spirem stage the chromosomes are arranged end to end, not side by side». Ma in seguito mostra di avere delle vedute eclettiche per scrivere: «The case in *Chrysanthemum coronarium* affords a good explanation for both views; for in this plant the parallel arrangement and longitudinal splitting can be seen at the same moment of the maiotic prophase».

Molto interessante è il lavoro critico della Digby sulla microsporogenesi di *Crepis virens*, la pianta studiata precedentemente dal Rosenberg ed anche dal Beer (2). La Digby rileva anzitutto che i nuclei delle cellule madri delle microspore, che si accingono alla divisione eterotipica, mostrano negli stadi presinaptici due comportamenti differenti: nell'uno la cromatina è raccolta in massima parte in grossi corpi cromatici (chromatic bodies); mentre nell'altro è finamente distribuita a guisa di piccoli granuli sul reticolo nucleare. Questi due comportamenti coincidono con quelli ammessi rispettivamente dal Rosenberg e dal Beer; laddove la Digby li ha riscontrati perfino nei fiori della medesima infiorescenza. Tale diversità di aspetto si nota in preparati i cui nuclei hanno subito lo stesso, identico trattamento nella fissazione del materiale; perciò se i nuclei rispondono in modo differente all'azione del liquido fissatore, ciò suggerisce, secondo la Digby, la esistenza di caratteri fisiologici differenti. Altri autori quali il Grégoire, il Mottier, ecc., avevano osservato il medesimo fenomeno, ma l'avevano attribuito a cause diverse, quali l'azione dei liquidi fissatori, lo stato di nutrizione del nucleo, l'età dei tessuti. Però la Digby ha potuto constatare che nei casi in cui si rendono evidenti i corpi cromatici, il loro numero non è costante come ammette il Rosenberg, ma varia fra uno e sei, benchè di rado vada oltre. Sia per la inco-

(1) Tahara M., *Cytological studies on Chrysanthemum*. Bot. Magazine. Vol. XXIX, n. 340, 1915, pag. 49-50.

(2) Digby L., *A critical study of the cytology of Crepis virens*. Archiv. für Zellforschung, Bd. XII, 1914, pag. 97-146.

stanza nel numero di detti corpi, sia per il fatto che non tutto il contenuto cromatico del nucleo è in essi concentrato, perchè una parte rimane diffusa nel reticolo, la Digby è del parere che essi debbano considerarsi come il risultato di un parziale addensamento della cromatina, come porzioni di interi cromosomi somatici, e non come procromosomi nello stretto senso di questo termine. Ciò costituirebbe già un primo punto in contraddizione con le vedute del Rosenberg.

La discrepanza maggiore però consiste in ciò che i corpi di cromatina negli stadi presinaptici mostransi bensì appaiati, ma non per l'associazione di cromosomi omologhi, come ritiene il Rosenberg, invece per lo sdoppiamento, per la scissione longitudinale di ogni cromosoma, essendo tale scissione uguale perfettamente a quella che si compie nello spirema della profase somatica, e fornendo in seguito i cromosomi della divisione omeotipica. E qui la Digby ribadisce un concetto sul quale ha già precedentemente insistito il suo maestro Farmer, vale a dire che la differenza principale fra *parasinapsi* e *telosinapsi* (nomi ugualmente adoperati per indicare la prima e la seconda teoria) non consiste tanto nell'associazione «lato a lato» o «capo a capo» dei cromosomi, quanto nella interpretazione della natura doppia dei filamenti cromatici all'inizio della profase eterotipica, essendo tale aspetto determinato, secondo la parasinapsi, dall'appaiamento di due distinti cromosomi, secondo la telosinapsi, dalla precoce divisione longitudinale di ogni cromosoma, che porterà in seguito alla formazione dei cromosomi figli omeotipici (1). Circa l'associazione dei cromosomi univalenti per la formazione dei gemini o cromosomi bivalenti, questa si inizierebbe, secondo le osservazioni della Digby, già nella sinapsi e si compirebbe durante la seconda contrazione.

Da ciò che ho riferito circa i pareri dei diversi autori sull'origine dei gemini nelle Asteracee, si può argomentare che si è ben lontani dal raggiungere una uniformità di vedute. Per mio conto debbo affermare che le numerose figure nucleari osservate mi portano ad appoggiare, come ho già detto più sopra, la seconda teoria; però con delle riserve.

Se infatti l'argomentazione più importante in favore della seconda teoria è, come sostengono Farmer e i suoi seguaci, la precoce scissione longitudinale dei cromosomi delle cellule madri per

(1) Farmer J. B., *Telosynapsis and Parasynapsis*. Annals of Botany, Volume, XXVI, 1912, pag. 623-624.

cui essi mostransi di natura doppia al primo inizio della profasi eterotipica, anzi meglio fin dalla telofasi della divisione precedente, devo asserire che questa scissione nei miei preparati non l'ho osservata. Non intendo per questo di negarla e quindi di togliere peso all'affermazione del Farmer; soltanto faccio notare che, ove essa non è manifesta, possono esservi altri criteri ugualmente importanti per dichiararsi fautori della seconda teoria, quali sono ad esempio: 1° il momento della profasi in cui compiesi la formazione dei gemini, ad onta del parere contrario del Farmer, 2° il processo di seconda contrazione la cui esistenza ed importanza sono per me innegabili. Richiamando brevemente quello che ho osservato e che ho più sopra descritto, nel nucleo del gonotoconto all'inizio della profase, io ho costantemente osservato niente altro che un reticolo, senza mai un marcato accenno, per quanto abbia ricercato, ad un decorso parallelo delle maglie di esso o all'esistenza di filamenti di natura doppia. Il reticolo si contrae nel caratteristico groviglio sinaptico, in seguito al quale soltanto si rende per la prima volta evidente, quindi possiamo dire si origina, una struttura filamentosa. Per lo svolgimento del filo sinaptico si passa allo stadio di spirema, durante il quale il filo medesimo si distribuisce uniformemente nella cavità nucleare, con tendenza però a formare delle ampie anse con la convessità rivolta verso la membrana del nucleo e le estremità convergenti verso un punto comune, coincidente più o meno col nucleolo.

Ora io, dal primo individuarsi del filo dall'agglomeramento sinaptico, fino alla massima sua differenziazione nello spirema, ho notato: 1° che esso si mostra sempre con una struttura moniliforme o cromomerica; 2° che non manifesta mai in tutto il suo percorso una natura doppia. Sotto questo ultimo punto di vista è opportuno far rilevare come degli stessi autori hanno osservato che mentre in alcune piante il filamento, almeno all'uscita dalla sinapsi, è di natura doppia, in altre è costantemente unico. Per citare un esempio, il Mottier riferisce di due piante affini, quali *Acer Negundo* e *Staphylea trifolia*, che nella prima il filamento appena uscito dalla sinapsi non mostra nessuna scissione longitudinale, mentre nella seconda sì, e non solo nel momento in cui si districa dalla sinapsi, ma anche durante gli stadi ulteriori (1). Nel caso della mia pianta la mancanza di qualsiasi indizio di duplicità nel filamento, fin dal suo primo individuarsi, non mi sembra

(1) Mottier D. M., *Mitosis in the Pollen Mother-cells of Acer negundo L., and Staphylea trifolia L.* Annals of Botany, Vol. XXVIII, 1914, pag. 129.

si possa attribuire ad imperfetta fissazione del materiale, oppure a cattiva differenziazione della colorazione, giacchè se così fosse, penso che non avrei notato neanche così distintamente la struttura cromomerica del filamento stesso. Del resto anche il Juel e il Beer nelle Composte hanno osservato che il filamento è unico fin dal suo primo apparire. Senza voler negare che il filamento sia realmente scisso longitudinalmente e che soltanto per l' unione molto intima fra le sue due metà sembra unico, penso però che una tale apparenza anzichè ostacalare favorisce la interpretazione degli stadi posteriori allo spirema. Infatti se in un momento qualunque della sua evoluzione il filo mostrasse chiaramente di essere doppio, si potrebbe supporre che in seguito allo stadio di spirema le due metà tornando a comparire in tutta la loro evidenza formassero poi le due branche dei gemini; nel qual caso naturalmente si sarebbe tentati di dar ragione ai seguaci della prima teoria. Invece noi scorgiamo che allorquando, in seguito allo stadio di spirema, per la prima volta i diversi tratti del filamento si mostrano manifestamente doppi, il nucleo nel suo interno muta totalmente di aspetto e si presenta sempre con la caratteristica figura di « seconda contrazione » ossia con la massa filamentosa ridotta ad occupare all'incirca metà dello spazio che occupava prima e coi filamenti doppi irradianti più o meno da un centro comune. Inoltre, se poniamo attenzione ai costituenti di ogni filamento doppio, vediamo che il loro spessore è uguale a quello del filamento dello spirema e non inferiore, come dovrebbe essere se si trattasse di uno sdoppiamento del filo spirematico e che la maggior parte di essi mostransi riuniti al vertice, disposizioni tutte che parlano in favore di un avvicinamento fra loro delle branche delle anse formatesi nello stadio di spirema. Nella mia pianta dunque la formazione dei gemini si inizia in un momento molto avanzato della profase eterotipica, posteriormente allo stadio di spirema, e precisamente per appaiamento dei fili spirematici, appaiamento che si completa nello stadio di seconda contrazione.

Accennerò ancora brevemente ad altri pochi stadi, la conoscenza dei quali è utile per intendere il modo di origine delle megaspore in *Erigeron glabellus*. Nella figura 79 ho riprodotto un fuso della divisione eterotipica coi gemini disposti nella piastra equatoriale ed i larghi fasci di fibre cinoplasmatiche che mettono capo ad essi. Il fuso termina in due poli perfettamente appuntiti, dei quali nella figura si vede bene soltanto il superiore, essendo l'altro fuori fuoco. Nel citoplasma circostante numerosi corpiccioli

(nucleoli estranucleari) si sono tinti con la Safranina intensamente in rosso come il nucleolo. Essi sono anche frequenti negli stadi corrispondenti delle cellule madri delle microspore.

I due nuclei figli derivati dalla divisione eterotipica si osservano nella figura 80; essi son già perfettamente costituiti; però i loro cromosomi conservansi ben distinti, tanto che si possono benissimo numerare, e soltanto tendono a scambiarsi fra loro dei processi anastomotici, come ci mostra il loro aspetto frangiato. Anche il nucleolo ricompare, come si vede, nel nucleo superiore. Fra i due nuclei persistono ancora i residui del fragmoplasto, a spese del quale si è originata una evidente membrana divisoria. Alla divisione eterotipica segue dunque la divisione cellulare e si forma una diade.

I nuclei figli tornano a dividersi, ma a questa divisione che è la omeotipica, non segue la formazione del fragmoplasto e perciò neanche la divisione cellulare; anzi le poche fibre del fuso che ancora persistono fra i nuclei figli già costituiti (fig. 81) a poco a poco scompaiono, cosicchè ogni cellula della diade diventa binucleata.

In *Erigeron glabellus* dunque viene a mancare la formazione di una tetrade di distinte megaspore al cui posto invece si producono due cellule, ciascuna fornita di due nuclei megasporiali.

È in fondo quel che avviene in *Allium, Tulipa, Scilla, Trillium*, ecc. Nella figura 70 a sinistra una delle cellule madri, la più precoce, è già sul punto di produrre le due cellule binucleate (c'''); fra le coppie di nuclei figli persistono ancora poche fibre.

Comportandosi allo stesso modo tutte le cellule madri dell'archesporio pluricellulare di *Erigeron glabellus*, la nocella, che intanto ha raggiunto dimensioni molto maggiori, rimane letteralmente piena di cellule binucleate così prodotte.

Nella figura 82 all' interno dell'epidermide di una grossa nocella si distinguono chiaramente le cellule binucleate, riunite in parecchie coppie ognuna delle quali è il prodotto della divisione di una celluta madre. Le coppie ben manifeste sono tre; in *a* e in *b* si vedono soltanto le estremità di cellule appartenenti ad altre coppie. Fra i nuclei di ogni cellula binucleata persistono ancora le fibre dei fusi omeotipici, benchè già siano in via di riassorbimento.

La pianta studiata dal Palm col nome di *Aster Pattersonii* (1) deve mostrare un comportamento perfettamente identico a quello

(1) Palm Bj., I. *Ueber die Embryosackentwikclung einiger Compositeen.* Svensk Bot. Tidskrift Bd. VIII, 1914, pag. 449. II. *Studien über Konstruktionstypen,* ecc., pag. 131.

di *E. glabellus*, ad onta della differente interpretazione data dall'autore, la quale è senza dubbio erronea. Anche in *Aster Pattersonii* vi è un archesporio pluricellulare, di cui ogni cellula madre, a giudizio del Palm, produce « in regelrechter Weise » una tetrade di distinte megaspore disposte in pila, come dovrebbe mostrare la figura 27, alla quale egli rimanda, ma in cui realmente di tetradi non vi è neppure la traccia. Ogni megaspora delle presunte tetradi possederebbe la capacità di germinare, quindi dividerebbe una prima volta il proprio nucleo per iniziare lo sviluppo del gametofito; anzi il Palm pensa che la germinazione avvenga contemporaneamente in tutte le megaspore: « die Keimung geht allem Anschein nach in allen Zellen ungefähr gleichzeitig vor sich » (II, pag. 133). La conseguenza sarebbe la produzione di numerosi sacchi embrionali binucleati che riempirebbero l'intera nocella. Ciò dovrebbe, secondo il Palm, risultare manifestamente dalla sua figura 28, del tutto corrispondente alla mia 82, e nella quale, senza che ne sia stata attirata l'attenzione dell'autore, si scorgono con uguale chiarezza che nella mia le cellule binucleate riunite in coppie, giusto il loro modo di origine da ciascuna cellula madre.

Ho ricordato in principio della trattazione di *Erigeron glabellus* che le cellule madri delle megaspore di una medesima nocella non si dividono contemporaneamente, ma mostrano una certa indipendenza fra di loro, ed ho accennato, per mettere ciò in evidenza, alla figura 70. Ma un altro esempio non meno chiaro ho disegnato nella figura 83 (*a*, *b*, *c*), di una nocella compresa in tre sezioni successive: in 83 *a* son contenute due cellule madri, di cui la sinistra ha già prodotto una coppia di cellule binucleate, mentre la destra mostra ancora il suo nucleo nella metafasi della divisione eterotipica; in 83 *b*, oltre ai resti della coppia di cellule binucleate della figura precedente, si osservano altre due cellule madri, la superiore delle quali col fuso eterotipico al termine dell'anafase e la inferiore coi due fusi omeotipici; infine in 83 *c* si distingue l'altro polo del fuso in anafase, una coppia di cellule binucleate inferiormente e a destra una cellula madre al termine della divisione eterotipica con la membrana divisoria già formata in seno al fragmoplasto. Ad onta dell'ingrandimento non molto forte a cui sono state riprodotte queste figure, nei cromosomi del fuso eterotipico in anafase si rileva chiaramente l'avvenuta loro scissione longitudinale dal fatto che essi si presentano tutti come corpiccioli doppi.

Il numero degli ovuli che ho osservati in questi stadi è stato considerevole; perciò mi è capitato d'imbattermi in alcune mo-

dificazioni del tipo generale sopra descritto. Di tali modificazioni credo utile far qui un rapido cenno, poichè mi sembrano abbastanza interessanti. Ad es. in qualche caso, peraltro molto raro, insieme con le coppie di cellule binucleate ho incontrato una tetrade di distinte megaspore formata per un normale processo di tetradogenesi (fig. 84, *t*). Più raramente ancora con le coppie di cellule binucleate ho osservato una tetrade incompleta, cioè risultante di due distinte megaspore inferiormente e di una cellula binucleata superiormente (fig. 85, *t*). Quest'ultimo caso è più interessante del precedente perchè segna proprio un grado intermedio fra una tetrade normalmente costituita e le diadi con cellule binucleate di *Erigeron glabellus*. Allora viene spontaneo di chiedersi come si è determinato lo speciale comportamento delle cellule madri delle megaspore in *E. glabellus*, se per un rapido, improvviso mutamento, come si tende oggidì a spiegare questi fenomeni, oppure per una graduale evoluzione dalla primitiva tetrade. La presenza dei casi suddetti farebbe ritenere più probabile la seconda di queste ipotesi.

Il Palm a proposito di *Aster Pattersonii* afferma che nella nucella all' interno dell'epidermide non vi sono che sole cellule madri. « Wie bei den anderen Kompositeen finden sich keine von Anfang an sterile Zellen im Nucellus, ausser den Epidermiszellen desselben » (II, pag. 131). In *Erigeron glabellus* invece un'altra particolarità che si riscontra quasi costantemente nei giovani stadi della nocella è la presenza di cellule lunghe e sottili, che partendo dalla calaza si insinuano per un lungo tratto tra l'epidermide nocellare e le cellule madri. Queste cellule posseggono più di frequente un unico nucleo con uno (fig. 83 *c*) oppure due nucleoli (fig. 86 *c*), ma non di rado anche due nuclei, alla loro volta uni- o binucleolati (figg. 84, 85, *c*), nel quale ultimo caso i nuclei di solito presentansi con una strozzatura nello spazio internucleolare. Molto più di rado queste cellule possono anche dividersi trasversalmente. Circa il valore da attribuirsi a questi elementi sterili della nocella, possiamo considerarli o come cellule madri delle megaspore abortite, oppure come omologhi degli elementi del tappeto del sacco pollinico, benchè le due interpretazioni coincidano, quando, come sostengono oggigiorno numerosi autori, si considerino le cellule tapeziali precisamente quali cellule madri in involuzione. Il o i loro nuclei hanno un reticolo cromatinico più abbondante di quello dei nuclei delle megaspore ed anche il citoplasma è più denso; cosicchè queste cellule facilmente si differenziano dalle megaspore; invece rassomigliano assai alle cellule tapeziali dei sacchi pollinici, colla sola differenza che, mentre

esse posseggono al più due nuclei, quelle sono quasi senza eccezione quadrinucleate. A somiglianza delle cellule del tappeto questi elementi sterili della nocella col crescere delle megaspore vengono schiacciati e riassorbiti.

Seguiamo ora la sorte delle cellule binucleate delle diadi.

Benchè come abbiamo visto, le cellule madri di una stessa nocella non si dividano contemporaneamente per produrre le diadi, pur tuttavia ad un certo momento gli stadi si pareggiano e noi troviamo l' intera cavità nocellare occupata da cellule binucleate. Per qualche tempo esse persistono immutate in tale condizione e sono tutte presso a poco delle medesime dimensioni. Presto o tardi però alcune incominciano a dar segno di deperimento (figura 86, *c b'*), anzi non è difficile incontrare dei preparati in cui si osserva che per ogni diade una cellula persiste e l'altra, generalmente la superiore, va a male (fig. 87, *c b*), benchè talora sia l' inferiore (fig. 87, *c b'* e fig. 86, *c b'*). I segni d' involuzione sono offerti da una marcata contrazione del contenuto cellulare, per cui sia il citoplasma che il nucleo tingonsi molto più intensamente di fronte alle sostanze coloranti.

Come avviene dunque nel caso di una ordinaria tetrade, anche in queste diadi di cellule binucleate, che sono le omologhe delle tetradi, una parte, del valore di due megaspore, va a male, l'altra, equivalente a due altre megaspore, persiste.

Le cellule binucleate persistenti incominciano ad aumentare di volume a detrimento delle cellule sorelle, che in seguito vengono letteralmente schiacciate e riassorbite (figura 88, *c b*); poscia gareggiano anche fra loro per lo spazio, deformandosi per reciproca compressione (1) e tendendo verso l'apice nocellare (fig. 88). Nello stesso tempo l'epidermide della nucella viene schiacciata.

Come regola generale, delle parecchie cellule che mirano ad accrescersi, una sola prende il sopravvento sulle altre e genera il sacco embrionale; meno frequentemente riescono a svilupparsene due; in casi ancora più rari un numero maggiore, mentre le altre rimangono ridotte ad occupare la base della nocella. Nella figura 89 ad es. se ne accrescono due, benchè una sia decisamente più grande dell'altra; la grande maggioranza formano invece un gruppo compatto alla base delle due precedenti.

(1) La figura 88, in cui parecchie cellule binucleate tendono ad accrescersi, ricorda molto da vicino le figure 30 e 33 del Murbeck in *Alchemilla,* in cui parimenti parecchi giovani sacchi embrionali si comprimono e si deformano a vicenda per accrescersi (*Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla.* Lunds Univ. Arsskrift. Bd. 36, Afd. 2, N. 7, 1901.

È evidente ora, dall'aspetto delle due cellule che si accrescono nella figura 89, che tutte le cellule binucleate occupanti la giovane nocella rappresentavano potenzialmente dei sacchi embrionali nello stato binucleato; però contrariamente a ciò che afferma il Palm per *Aster Pattersonii*, i due nuclei non hanno lo stesso valore di quelli di un sacco binucleato ordinario, bensì il valore di due megaspore, fra le quali è venuta a mancare la formazione della parete durante la divisione omeotipica. Perciò il sacco di *Erigeron glabellus* a completa maturanza rappresenta il risultato della divisione di due nuclei megasporiali come nel tipo *Scilla*.

In alcuni ovuli mi è capitato di constatare un'anomalia abbastanza rara ma interessante, che trova un perfetto riscontro in analoghi fenomeni illustrati dal Lloyd in *Asperula montana* (1): uno dei sacchi embrionali tendenti ad un ulteriore accrescimento, invece di svilupparsi lungo il micropilo, verso l'apice morfologico dell'ovulo, cresce in direzione opposta, verso la base dell'ovulo, distruggendo a guisa di un austorio i tessuti che incontra, per arrestarsi, almeno nei pochi esempi da me osservati, immediatamente a contatto dell'epidermide (figura 90). I sacchi soprannumerari osservati dal Lloyd si sviluppavano o verso la base dell'ovulo, come nel mio caso, oppure, piegando lateralmente, si spingevano lungo il funicolo. Quale sia la causa che determina tali sacchi a cambiare la direzione di accrescimento non si può senz'altro affermare. Una ipotesi ammissibile potrebbe essere questa che, dato il numero più o meno considerevole di sacchi che tendono a svilupparsi, alcuni, ai quali sarebbe preclusa la via ordinaria, crescerebbero in direzione opposta. Il Lloyd ritiene invece che la deviazione sia determinata dalla pressione che esercita il tegumento, crescendo, sulle cellule dell'archesporio. Comunque, il risultato è che questi sacchi, pur non obbedendo alla ordinaria polarità di accrescimento, mirano a raggiungere la periferia dell'ovulo, con lo scopo probabilmente di portarsi in prossimità del percorso del tubo pollinico. In *Asperula montana*, in cui l'anomalia è molto frequente, il Lloyd ha osservato che questi sacchi raggiungono un completo sviluppo; in *Erigeron glabellus* invece io ho osservato soltanto lo stadio binucleato, benchè non sia improbabile che anche in questa pianta i sacchi anormali raggiungano lo stadio adulto e diventino atti alla fecondazione, la quale d'altronde non è stata notata neanche dal Lloyd nella sua pianta.

(1) Lloyd F. E., *The comparative Embryology of the Rubiaceae.* Memoirs of the Torrey Bot. Club. Vol. VIII, n. 1, part 2, 1902, pag. 37.

Oltre a questa anomalìa ho notato parecchie altre particolarità embriologiche comuni alle Rubiacee e alle Asteracee. Di esse dirò nelle conclusioni.

I due nuclei dello stadio binucleato prendono nel sacco di *Erigeron glabellus* la posizione consueta nelle Asteracee, l'uno portandosi alla estremità micropilare, l'altro arrestandosi verso la metà della lunghezza del sacco medesimo. In questa posizione si dividono entrambi e generano lo stadio tetranucleato. Nella figura 91 si scorge un sacco con quattro nuclei, con accanto un sacco più piccolo ancora nello stadio binucleato. I quattro nuclei, che nella figura 91 mostransi già nello stadio di spirema, tornano a dividersi (figura 92) e si ottengono in tal modo gli otto nuclei dello stadio adulto del sacco embrionale. Un tale sacco, rappresentato nella figura 93, mostra oltre ad una tipica triade polare, il nucleo secondario e due antipodi, la inferiore delle quali uninucleata e molto lunga, la superiore corta e binucleata. Per riguardo alle antipodi dunque questo sacco di *E. glabellus* segue la caratteristica disposizione tanto frequente nelle Asteracee, per la quale giustamente il Täckholm ha proposto la creazione di un tipo « Zweizelliger Antipodentyp » (1).

Ma oltre allo sviluppo normale del sacco, in *Erigeron glabellus* esistono numerose deviazioni determinate da due cause principali: 1) da una certa indipendenza funzionale fra i nuclei dello stadio binucleato del sacco, spiegabile per il fatto che essi rappresentano due nuclei megasporiali; 2) dalla persistenza alla base del o dei sacchi destinati a raggiungere lo stadio adulto, di numerosi altri sacchi che si arrestano nello stadio binucleato. Ho ad es. talvolta incontrato il nucleo superiore diviso regolarmente, mentre l'inferiore non si era diviso affatto; tal'altra volta mi è sembrato di scorgere che si fosse diviso anche il nucleo inferiore, ma che i due nuclei figli fossero tornati a fondersi. Così penso dovrebbe interpretarsi la figura 94, il cui nucleo inferiore presenta due nucleoli ed una leggiera ma evidente depressione sul suo lato a sinistra. In altri casi ho notato che, raggiunto lo stadio tetranucleato del sacco, i due nuclei superiori tornano subito a dividersi, laddove gli inferiori persistono nello stadio di riposo (fig. 95); anzi spesso uno di essi, come si vede nella stessa figura, per le dimensioni molto ridotte e per l'aspetto offre indizi sicuri di andare a male. Nella figura 96 la cosa è molto più evidente, perchè i due nuclei inferiori sono appena riconoscibili come

(1) Täckholm G.; *Zur Antipodenentwicklung* etc., pag. 429.

tali e la massa citoplasmatica che li racchiude mostrasi anch'essa fortemente contratta ed intristita. In questi casi è chiaro che la regione antipodale è, già durante lo sviluppo, completamente esclusa dal partecipare alla costituzione del sacco; e allora con ogni probabilità le antipodi mancanti vengono sostituite nella loro funzione dai sacchi binucleati persistenti verso la base. In qualche altro caso si ha la impressione che le antipodi si formino ma vengano secondariamente schiacciate dalla pressione esercitata contro di esse dai sacchi sottostanti. Nella figura 97 infatti si osserva un sacco adulto con apparecchio oosferico normale, con due nuclei polari in procinto di fondersi, ma senza antipodi, bensì con una sottile macchia scura (*a s*) al loro posto, avanzo senza dubbio di cellule schiacciate. Inferiormente e sul lato di questo sacco si osservano due altri sacchi, di cui uno è ancora nello stadio binucleato (nella figura si vede un nucleo soltanto), e l'altro sembra abbia anch'esso raggiunto lo stadio adulto. Insieme questi due sacchi occupano presso a poco il posto che occuperebbero le antipodi rispetto al sacco normale.

Di consimili disposizioni ne ho osservate un gran numero e sempre ho potuto rilevare che i sacchi soprannumerari avevano tutta l'apparenza di sostituire le antipodi del sacco normale, venute a mancare durante lo sviluppo o secondariamente schiacciate.

Un'altra particolarità poco frequente, ma non rara, che ricorre nei sacchi perfettamente sviluppati di *Erigeron glabellus*, è la partecipazione alla formazione del nucleo secondario di un numero di nuclei maggiore di due, spesso di tre (fig. 98). Di questi nuclei uno proviene probabilmente dalla tetrade polare, gli altri due dalla regione antipodale; epperò questi ultimi possono essere i due nuclei dello stadio tetranucleato che senza dividersi muovono incontro al nucleo polare superiore, oppure possono essere due nuclei antipodali dello stadio otto-nucleato. Pronunziarsi per l'una o l'altra di queste ipotesi, specialmente in base all'esame del sacco adulto, è pressochè impossibile, perchè la complicazione nella regione antipodale è tale, da far dubitare se si ha da fare con vere antipodi o non piuttosto con sacchi embrionali soprannumerari. Comunque, la nostra pianta offre un nuovo esempio, da aggiungersi a quelli già noti, di nuclei secondari risultanti dalla fusione di più di due nuclei. Per non ricordare che i più importanti, basta accennare agli esempi riportati dal Murbeck per alcune specie di *Alchemilla*, in cui fino a cinque nuclei provenienti sia dal gruppo polare che dal gruppo antipodo si riuniscono per fondersi in un

nucleo secondario prima d'iniziare la formazione dell'albume (1); oppure a quelli dei sacchi 16-nucleati, specialmente di alcune specie di *Peperomia*, in cui fino a 14 nuclei si fondono insieme per la formazione del nucleo secondario. Nel nucleo secondario dunque si raccolgono di regola i due nuclei polari; ma ve ne possono entrare degli altri provenienti dal gruppo micropilare, oppure dal gruppo antipodo, in una parola tutti quelli che rimangono mobili nel sacco, siano pochi, siano molti. La necessità di questa riunione in un unico nucleo così complesso non ci è nota; però rimane la constatazione: 1) che tutti i nuclei, che altrimenti rimarrebbero vaganti nella cavità del sacco, trovano sempre utile impiego nella formazione del nucleo secondario, anzi sembra come se sieno costretti a parteciparvi per il fatto che vanno sempre a terminare in esso; 2) che malgrado la sua complessità questo nucleo generalmente si divide e dà l'albume.

Altre anomalie ho osservato, ma così complicate che non mi è stato possibile riprodurle in figure. In alcuni casi ad es. la gara per lo spazio fra alcuni sacchi accrescentisi si continua fino allo stadio adulto, ed allora frequentemente succede che al di sopra del sacco normalmente costituito si riscontrano i resti di un sacco che molto verosimilmente aveva raggiunto il massimo sviluppo e che secondariamente è rimasto schiacciato.

Ad onta di queste diverse anomalie negli ovuli, *Erigeron glabellus* è una pianta abbastanza fertile e abbonisce regolarmente i suoi acheni. La fecondazione non l'ho osservata, ma si può desumere che si effettui in modo normale per il fatto che la microsporogenesi con la sua divisione etero-omeotipica è altrettanto regolare quanto la megasporogenesi. Per questa ragione mi dispenso dall'accennare allo sviluppo delle microspore.

Desidero però ricordare due fatti, che mi hanno colpito nella osservazione dei sacchi pollinici: 1) la costanza nel numero dei nuclei nelle cellule tapeziali; 2) la formazione della parete nelle microspore.

Nelle cellule del tappeto ho constatato sempre la presenza di quattro nuclei, prodotti per due divisioni equazionali successive. L'aspetto di questo cellule tetranucleate non ha nulla a che vedere con quello delle tetradi di microspore; nonpertanto la loro speciale ubicazione, cioè immediatamente alla periferia

(1) MURBECK SV., *Ueber Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung Alchemilla.* Lunds Univ. Arsskrift, Bd. 38, Afd. 2, n. 2, 1902, pagg. 6-9.

dell'archesporio, e il numero dei nuclei richiamano alla mente la idea già sostenuta da parecchi autori, e più recentemente dal Bonnet (1), che le cellule del tappeto rappresentino delle cellule madri microsporigene, secondariamente modificate per l'assunzione di un nuovo ufficio. Contro questo modo di vedere insorge il Winge, ammettendo che la ipercromasia delle cellule del tappeto è in relazione, come in altri tessuti appartenenti non solo allo sporofito ma anche al gametofito, con la speciale funzione di nutrizione che esse compiono (2). La obiezione del Winge è da tenersi in molta considerazione; però adottando il punto di vista di questo autore, se riusciamo a giustificare la plurinuclearità degli elementi del tappeto, non sappiamo spiegarci la costanza nel numero dei nuclei che nella nostra pianta è assoluta.

Circa il modo abbastanza caratteristico di formazione della membrana delle microspore in *E. glabellus*, non trovo altro riscontro che quello del Tahara in *Chrysanthemum* (3). Le mie osservazioni concordano perfettamente con quelle dell'autore giapponese. Al termine della divisione omeotipica i quattro nuclei sono collegati fra loro da scarse fibre cinoplasmatiche, in seno alle quali però non compaiono come di consueto le membrane divisorie che dovrebbero isolare le quattro microspore; invece succede come una sorta di strozzamento della massa citoplasmatica in quattro porzioni, ciascuna fornita del proprio nucleo, per opera di un accrescimento centripeto della membrana spessa e gelatinizzata della cellula madre. Si tratta in fondo di un processo che ricorda molto da vicino la formazione centripeta della membrana e la conseguente divisione cellulare in molte piante inferiori.

Erigeron Karwinskianus var. mucronatus.

Questa pianta, come ho sostenuto in due recenti note sopra menzionate, mi risulta apogama; però le ulteriori osservazioni mi hanno dimostrato che l'apogamia è soltanto parziale come in

(1) Bonnet J., *Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes*. Archiv für Zellforschung. Bd. VII, 1912.

(2) Winge O., *The pollination and Fertilization Process in Humulus Lupulus L. and H. Japonicus Sieb. et Zucc.* Comptes-rendus des Trav. d. Laborat. Carlsberg, Vol. 11, 1914, pag. 1.

Winge O., *The chromosomes. Their numbers and general importance.* Ibid. Vol. 13, 1917, pag. 253.

(3) Tahara M., *Cytological Studies on Chrysanthemum*. Bot. Magazine, Vol. XXIX, 1915, n. 339, pag. 93; n. 340, pag. 50.

Thalictrum purpurascens, in alcuni *Hieracium*, in *Elatostema acuminatum*, ecc., ciò che ha reso lo studio citoembriologico di essa molto più interessante (1). Iniziando le osservazioni, nessun particolare esteriore lasciava sospettare tale comportamento in questa pianta tanto comune nei nostri giardini; anzi devo aggiungere che io l'avevo scelta soltanto con lo scopo di studiare di confronto con *E. glabellus* altre specie di *Erigeron*. Subito però, osservando i primi preparati, attirarono la mia attenzione i numerosi granuli di polline abortiti nei sacchi pollinici dei fioretti ancora in bocciolo; più tardi mi colpì la mancata divisione riduzionale nelle cellule madri delle megaspore con la formazione nonpertanto di sacchi embrionali, dalla cui oosfera diploide si sviluppava regolarmente un embrione. Dopo tale constatazione credetti opportuno, benchè non vi fosse più dubbio, eseguire degli esperimenti sulle giovani calatidi con fioretti ancora chiusi, asportandone col metodo del Raunkiaer (2) completamente tutta la parte superiore, in modo da allontanare i tubi delle antere, e proteggendo poi accuratamente la superficie del taglio. I risultati delle esperienze non potevano che confermare le osservazioni microscopiche; però notai che, mentre nelle calatidi non operate delle piante cresciute in pien'aria abbonivano tutti o quasi tutti gli acheni, nelle calatidi operate delle piante tenute in serra il maggior numero degli acheni abbonivano, ma ve n'erano parecchi vuoti e secchi. Da principio non attribuii grande importanza a questo fatto; anzi pensai che la differenza potesse essere determinata dal trauma della operazione, sebbene alcuni giovani ovari, troncati addirittura dal taglio nella loro parte superiore, non dimostrassero di risentirne granchè, tanto vero che l'ovulo in essi contenuto poteva continuare regolarmente a crescere, attraverso la larga breccia, al di fuori della parete ovarica rimasta. Fu in seguito lo studio citologico che mi mise sulla buona strada, perchè mi rivelò che in una stessa calatide insieme con la grande maggioranza degli ovuli ad embrione con sviluppo apogamo, altri ve n'erano, sebbene pochi, che conservavansi normali, nei quali cioè l'embrione proveniva dalla fecondazione di una oosfera aploide.

Nelle mie note precedenti essendomi limitato ad esporre soltanto i risultati, darò qui dei dettagli sul comportamento delle cellule madri delle micro- e delle megaspore.

(1) Carano E., *Studio cito-embriologico sul genere Erigeron*. Rend. R. Accademia dei Lincei, vol. XXIX, 2° sem. 1920, pag. 157.

(2) Raunkiaer C., *Kimdannelse uden Befrugtning hos Maelkebøtte* (*Taraxacum*). Dansk Bot. Tidsskrift, Bd. 25, 1903, pag. 109.

Durante la microsporogenesi il processo di divisione riduzionale si compie, ma non in modo perfettamente normale, inquantochè in molte cellule madri ricorrono quelle stesse irregolarità già segnalate da autori precedenti in casi consimili. E cioè nella profase eterotipica i gemini si costituiscono e sono anche abbastanza evidenti; però in mezzo ad essi persistono dei cromosomi isolati, univalenti, i quali si distinguono facilmente dagli altri per le loro dimensioni più piccole (fig. 99 a, *cru*). Spesso ho anche notato nello stadio di diacinesi che mentre il maggior numero dei gemini erano già bene individuati e distribuiti più o meno regolarmente alla periferia della cavità nucleare, altri erano ancora collegati da filamenti colorati anch'essi intensamente dalla ematossilina, ma semplici non doppi, i quali mi è sembrato non potessero in altro modo interpretarsi che come cromosomi univalenti stirati passivamente e che non riuscissero ancora ad isolarsi. Molto verosimilmente sono questi cromosomi semplici che nel fuso eterotipico, allorchè tutti gli altri provenienti dalla dissociazione dei gemini si sono già portati ai poli, permangono nel piano equatoriale lungo le fibre (fig. 100). Durante la divisione eterotipica nella massa citoplasmatica si scorgono parecchi corpiccioli colorati in rosso dalla safranina, i così detti nucleoli estranucleari (fig. 100). Dei corpiccioli dello stesso aspetto ma in numero minore e più voluminosi si scorgono in corrispondenza della zona equatoriale del fuso al termine della divisione eterotipica, allorchè, costituitisi i nuclei figli, le fibre aumentano considerevolmente formando il fragmoplasto (fig. 101). La presenza di siffatti corpiccioli, che chiamerò ugualmente nucleoli estranucleari, e la loro costante e regolare posizione all'equatore non possono non colpire l'attenzione di chi osserva, specialmente poi quando si offrono all'esame degli interi sacchi pollinici ripieni di cellule madri in questo stadio. Potrebbe sorgere il dubbio, circa la interpretazione di questi corpi, che si tratti di una modificazione dei cromosomi ritardatari; però tale ipotesi non sembra accettabile sia perchè essi frequentemente coesistono con detti cromosomi, sia perchè mostrano elezione per la safranina anzichè per la ematossilina Delafield, con la quale invece tingonsi intensamente in violetto scuro i cromosomi. Su questi nucleoli estranucleari, collocati lungo la zona equatoriale del fuso al termine della divisione eterotipica, anche il Tahara ha fermato la sua attenzione nello studio su *Crepis japonica* e li ha riprodotti nella figura 7 del suo lavoro (1).

(1) TAHARA M., *Ueber die Zahl der Chromosomen von Crepis japonica Benth*, Bot. Magazine, Vol. XXIV, 1910, pag. 23.

Egli però li ha osservati soltanto in questo stadio e li ha visti riapparire durante la divisione omeotipica, mentre io li ho scorti più frequentemente, spesso perfino nei giovani granelli pollinici della tetrade. I cromosomi ritardatari invece, quando esistono, originano i granuli pollinici nani in numero di uno ed anche di due, come rilevasi dalla figura 102, in cui essi trovansi da un lato della tetrade di microspore.

Riguardo al computo dei cromosomi l'ho tentato a più riprese durante lo stadio di diacinesi; però non ho trovato sempre un numero determinato e costante, bensì variabile fra 14 e 18; ciò che era da attendersi, poichè trattandosi nel maggior numero dei casi di una divisione riduzionale irregolare, nel computo vengono compresi sia i cromosomi bivalenti, sia gli univalenti. Nella figura 99 *a, b* se ne contano complessivamente 16. Non ho potuto neanche stabilire la proporzione fra le due sorta di cromosomi; soltanto posso dire che i primi sono in grande prevalenza.

Formatisi i due nuclei figli essi tornano presto a dividersi secondo lo schema omeotipico; e così si formano quattro nuclei che si organizzano in quattro distinte microspore.

Ho detto che numerosi granelli pollinici una volta formati vanno a male. Nonpertanto ho constatato che in alcune teche molti granelli rimangono a maturanza sani e vegeti e geminano producendo un regolare gametofito con un nucleo generativo e l'altro vegetativo più grosso. È molto probabile che questi granelli provengano da cellule madri dividentisi secondo un normale processo etero-omeotipico, giacchè non sempre vi è presenza di cromosomi univalenti fra i gemini, nè di cromosomi ritardatari nel fuso eterotipico, nè in fine di granelli pollinici nani.

In qualunque modo, anche quando si mostrano le irregolarità su descritte, la microsporogenesi di *E. Karwinskianus* var. *mucronatus*, a simiglianza di quella di alcune fra le altre Asteracee apogame, poco si discosta dal tipo normale. In *Taraxacum officinale* ad es. il Juel nota che nelle cellule madri del polline la divisione riduzionale è quasi regolare, tranne leggiere deviazioni dipendenti, secondo lui, da ciò che alcuni dei cromosomi figli prodotti dalla dissociazione dei gemini non raggiungono i poli del fuso, oppure dal fatto, che interi gemini passano nell'uno o nell'altro dei nuclei figli (1). Anche in *Hieracium excellens* studiato dal Rosenberg le cose si discostano poco dal tipo normale, giacchè si formano in grande prevalenza i gemini, ma fra essi si osser-

(1) Juel H. O., *Die Tetradenteilungen bei Taraxacum*, ecc., pagg. 9-10.

vano dei cromosomi univalenti (1). Non ho potuto apprendere quanto dice il Tahara a proposito di *Erigeron annuus*, essendo il suo lavoro scritto in giapponese; ma dalle figure si può argomentare che la microsporogenesi in questa pianta procede in modo regolare o quasi (2). Molto interessante è il comportamento di *Taraxacum albidum*, in cui l'Osawa osserva nelle diverse cellule madri del polline due casi estremi, e cioè in alcune vi è formazione quasi normale dei gemini, in altre i gemini non si formano o si formano soltanto in minimo numero e la grande maggioranza dei cromosomi rimangono allo stato isolato (3). Come in questo secondo caso di *Taraxacum albidum* si comportano a un dipresso *Chondrilla juncea* (4) e *Eupatorium glandulosum* (5), ossia anche in esse i cromosomi più frequentemente rimangono in massima parte isolati. In un recente importantissimo lavoro il Rosenberg (6) mette in rilievo tutta una serie di passaggi dalla divisione riduzionale tipica alla divisione somatica delle cellule madri delle microspore attraverso le numerose specie di *Hieracium* da lui esaminate. In *Hieracium pseudo-illyricum* infatti vi è pura divisione somatica (7).

A tutte queste modalità e degenerazioni più o meno profonde del processo meiotico nelle piante apogame viene attribuendosi un interesse sempre maggiore, sopratutto ora che vi è una tendenza molto fondata a mettere in relazione genetica l'apogamia

(1) Rosenberg O., *Cytological studies on the apogamy in Hieracium*.... pag. 152-154.

(2) Tahara M., *Parthenogenesis in Erigeron annuus Pers.* (A preliminary note). Bot. Magazine, Vol. XXIX, 1915, pag. 245.

(3) Osawa J., l. c., pag. 450.

(4) Rosenberg O., *Uber die Apogamie bei Chondrilla juncea.* Svensk Bot. Tidskrift, Bd. VI, 1912, pag. 915.

(5) Holmgren I., *Apogamie in der Gattung Eupatorium.* Svensk Bot. Tidskrift Bd. X, 1916, pag. 263.

(6) Rosenberg O., *Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in Hieracium.* Svensk Bot. Tidskrift, Bd. XI, 1917, pag. 145.

(7) Ricorrono frequentemente anche in Botanica i termini *divisione somatica*, *divisione vegetativa* in luogo di quello molto più esatto di *divisione equazionale.* A me sembra che questi termini se possono ancora trovare un plausibile impiego in zoologia, dove si parla di *soma*, ossia del corpo dell'animale che, dopo un numero più o meno grande di divisioni somatiche o vegetative, produce alla gametogenesi per divisione riduzionale i gameti, riescono impropri nel campo vegetale. Nelle piante infatti dovrebbero distinguersi due somi, uno sporofitico, che alla sporogenesi per divisione riduzionale produce le spore, ed uno gametofitico che alla gametogenesi per una ordinaria divisione simile a tutte le altre dalle quali esso proviene produce i gameti. Ciò che evidentemente genererebbe una contraddizione in quanto soma gametofitico e gameti si originerebbero per lo stesso tipo di divisione, ossia per una divisione somatica.

con l' ibridismo. Ed invero l' idea che prima si affaccia, quando si tenta spiegare la causa della mancata formazione dei gemini o della formazione solo parziale di essi nelle cellule madri delle spore delle piante suddette, è che i cromosomi dei genitori, che si riunirono per la prima volta nel nucleo dello zigoto, non posseggano quelle affinità, quelle disposizioni necessarie perchè possano facilmente incontrarsi due a due.

Molto maggiore interesse della microsporogenesi suscita nella nostra pianta il comportamento della cellula madre delle megaspore.

Allorchè il suo nucleo si accinge a dividersi il processo sembra voglia compiersi secondo lo schema riduzionale; quindi in sezioni attraverso giovani calatidi è cosa facile sorprendere nell' interno delle giovani bozze nocellari la cellula madre (il megarchesporio in *E. Karwinkianus* var. *mucronatus* è unicellulare) nel caratteristico stadio di sinapsi (fig. 103). Dal fitto groviglio sinaptico si svolgono a poco dei lunghi e sottili filamenti dall'aspetto più o meno a coroncina, che si spandono nella cavità del nucleo, raggiungendo la parete nucleare (fig. 104). Man mano che il groviglio si risolve, i singoli filamenti ingrossano, conservando sempre una struttura cromomerica; però non si determina (almeno io non l' ho mai incontrato) un distinto spirema come quello che ho descritto e figurato in *Erigeron glabellus*, nè uno stadio che accenni al processo di « seconda contrazione ». I filamenti conservandosi sempre indipendenti e di natura semplice, si accorciano, ingrossano ancora più, perdono l'aspetto di coroncina e si risolvono in tanti cromosomi univalenti, che si dispongono più o meno regolarmente alla periferia della cavità nucleare. La figura del nucleo in un tale stadio non differisce molto da quella di una ordinaria diacinesi (fig. 105); però nello stesso tempo i cromosomi semplici ed allungati richiamano alla mente la figura di una profase equazionale. Nella estremità superiore della figura 105 alcuni cromosomi non molto diversi dagli altri nell'aspetto mostrano una certa tendenza ad appaiarsi: potrebbe però anche darsi che il fenomeno fosse soltanto casuale. In questo stadio i cromosomi si lasciano contare con una discreta facilità: nella figura 105 se ne contano soltanto 23, ma gli altri erano contenuti nella sezione precedente. Complessivamente essi ammontano a 32-34, come mi è stato confermato calcolandoli ripetutamente in uno stadio successivo, quello cioè in cui, scomparsa la membrana nucleare e costituitosi il fuso, i cromosomi, diventati frattanto molto più corti, si distribuiscono in esso più o meno disordinatamente. Nelle figura 106 *a*, *b*, *c* rappresentante tre sezioni successive attraverso

uno stesso fuso nucleare si contano 34 cromosomi di forma più o meno rettangolare, alcuni dei quali accennano ad una scissione longitudinale.

Benchè abbia incontrato frequentemente questo stadio, mai ho osservato i cromosomi disposti in una piastra equatoriale più o meno regolare, bensì sempre sparsi senza ordine in seno al fuso, molti perfino abbastanza discosti dall'equatore; ciò che appunto mi ha permesso di contarli con relativa facilità. Tale caratteristica nel fuso nucleare mi richiama alla mente il tipo di divisione osservato dal Rosenberg nelle cellule madri del polline di alcune specie del sottog. *Archieracium* e indicato col nome di *semieterotipico* (*halbheterotypisch*) (1). Il numero 32-34 calcolato nelle cellule madri delle megaspore è ad un dipresso il doppio di quello incontrato nelle cellule madri delle microspore, mentre è uguale a quello delle cellule dello sporofito, come ho potuto stabilire contando i cromosomi in nuclei in divisione del giovane tegumento.

Al termine dell'anafasi i cromosomi sono raccolti ai due poli ma in modo troppo compatto perchè se ne possa tentare il calcolo. Si costituiscono infine i due nuclei figli; però alla divisione nucleare non segue la divisione cellulare, riassorbendosi ben presto le fibre del fuso; cosicchè non si forma una distinta diade, ma una cellula binucleata, la quale crescendo in lunghezza assume una forma tubolosa (figura 107). I due nuclei, anch'essi di forma allungata e forniti frequentemente di due nucleoli, da principio sono più o meno avvicinati fra loro e occupano nella cellula una posizione mediana. In queste condizioni la cellula binucleata deve persistere per parecchio tempo, come lascia supporre l'estrema frequenza con cui si riscontra un tale stadio.

In seguito i due nuclei con l' ingrandirsi della cellula si allontanano e si portano ai due poli opposti di essa, mentre in seno al citoplasma si scava un grosso vacuolo mediano. È questo il sacco embrionale nello stadio binucleato, il quale dunque procede direttamente dalla prima divisione, non riduzionale, del nucleo della cellula madre. Nella nuova posizione i due nuclei tornano a dividersi (fig. 108) e i quattro nuclei così prodotti, per una ulteriore divisione generano gli otto nuclei del sacco embrionale adulto.

Nella figura 109 si scorgono i nuclei dello stadio tetranucleato del sacco in procinto di dividersi; il penultimo di essi verso la

(1) ROSENBERG O. *Die Reduktionsteitung und ihre Degeneration,* ecc.... pagina 182-195.

base mi ha permesso di contare 32 cromosomi come nel nucleo della cellula madre durante la prima divisione. Questa dunque è una conferma della mancata riduzione ed una prova che il gametofito si conserva diploide attraverso le sue fasi di sviluppo.

Un gametofito adulto ancora non perfettamente differenziato si osserva nella figura 110: nella estremità micropilare si vedono in ordine successivo le due sinergidi, l'oosfera, il nucleo polare superiore; nella estremità antipoda il nucleo polare inferiore *np* e le tre cellule antipodali. Tutti i nuclei della estremità superiore sono più voluminosi di quelli della estremità inferiore e binucleolati, compreso il nucleo polare, benchè quest'ultimo possa a tutta prima sembrare come risultato dalla fusione dei due nuclei polari.

Un gametofito adulto nel massimo della differenziazione è invece riprodotto nella figura 111: le due sinergidi, ridotte a due masse a struttura più o meno omogenea e molto avide di sostanze coloranti, sono in via di degenerazione, laddove l'oosfera, ingrossandosi in modo considerevole, assume la forma di un fiasco; quasi a contatto con essa trovasi il nucleo polare superiore il cui aspetto è proprio quello di un nucleo secondario di un sacco normale. Il nucleo polare inferiore rimane ancora separato dal superiore da un grosso vacuolo. In basso si scorgono le tre antipodi anch'esse, come le sinergidi, più o meno alterate.

Quel che ho descritto è il caso di gran lunga più frequente, possiamo anche dire ordinario, di sviluppo del sacco embrionale in *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus*; e si può riassumere così: la cellula madre delle megaspore diventa direttamente il sacco e il suo nucleo per tre divisioni successive di cui la prima non è riduzionale, dà origine ad un gametofito femmineo dall'aspetto normale, ma diploide. In conclusione dunque si tratta di un caso che trova la sua perfetta corrispondenza in quello classico di *Antennaria alpina*.

Ma le cose non procedono sempre con eguale semplicità in tutti gli ovuli della medesima calatide; anzi talora si complicano in maniera tale da renderne l' interpretazione abbastanza difficoltosa. Ho detto più sopra che una delle figure più frequenti a riscontrarsi nelle sezioni delle giovani calàtidi è quella della cellula a due nuclei (fig. 107). Di tanto in tanto però nella medesima calatide si osservano degli ovuli con cellule tetranucleate anzichè binucleate (fig. 112). Si potrebbe a tutta prima pensare che queste cellule rappresentassero uno stadio tetranucleato giovane del sacco embrionale nel caso di sviluppo sopra descritto; ma per escludere subito una tale ipotesi basta fare un confronto fra la fi-

gura 112 e la 109, e tener inoltre presente che il vero passaggio dallo stadio binucleato (fig. 107) al tetranucleato del sacco (fig. 109) è segnato dalla figura 108. Evidentemente dunque gli stadi illustrati nelle figure 108 e 109 non ammettono alcuna relazione genetica con lo stadio rappresentato nella figura 112. Le cellule tetranucleate invece appartengono senza il minimo dubbio ad uno stadio molto giovane, contemporaneo o quasi a quello delle cellule binucleate, com' è subito rivelato dalle dimensioni presso a poco uguali delle due sorta di cellule (fig. 107 e 112), dalle condizioni identiche in cui trovansi le epidermidi nocellari, tuttora perfettamente integre in tutti e due i casi, infine dallo stato eguale del citoplasma, ancora abbondante e privo di vacuoli. In breve l' impressione che si prova alla vista delle cellule tetranucleate è che esse rappresentino delle tetradi di nuclei megasporiali, quali ricorrono oltre che in altre Asteracee in numerose altre piante.

Ma allora viene spontaneo di chiedersi: esistono oppure no dei rapporti di origine fra le cellule binucleate e le tetranucleate, ossia è possibile oppure no che queste derivino da quelle? In una parola: come si sono prodotte le cellule tetranucleate? Sono esse a nuclei diploidi o aploidi?

Logicamente deve anzitutto ammettersi che i quattro nuclei derivino da uno stadio precedente a due nuclei; io però, malgrado le accurate ricerche fatte nei numerosi preparati di cui disponevo, non ho mai osservato che i nuclei delle tanto frequenti cellule binucleate subissero, subito dopo costituiti, una nuova divisione cariocinetica, come succede nel caso di una ordinaria megasporogenesi. Ciò a me sembra debba interpretarsi come la naturale conseguenza del modo con cui hanno avuto origine i due nuclei: essi sono stati prodotti per divisione non riduzionale del nucleo della cellula madre e sono perciò rimasti diploidi; quindi una loro ulteriore divisione per produrre una tetrade di nuclei diploidi sarebbe se non impossibile per lo meno superflua.

Ed infatti delle numerose piante superiori apogame finora note soltanto in poche è stata segnalata la formazione di una tedrade, p. es. in *Houttuynia cordata* (1), in alcune specie di *Alchemilla* (2),

(1) Shibata K. und K. Miyake., *Über Parthenogenesis bei Houttuynia cordata* (Vorläufige Mitteilung). The Bot. Magazine, Vol XXII, 1908, pag. 141.

(2) Murbeck S., *Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla.* Lunds Univ. Arsskrift, Bd. 36, Afd. 2, N. 7, 1901, pag. 1.

Strasburger E., *Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben.* Jahrb. f. wiss Botanik, Bd XLI, 1905, pag. 88.

in *Wikstroemia indica* (1), in *Elatostema acuminatum* (2), benchè in queste ultime due piante soltanto eccezionalmente.

Nel passare in rassegna i preparati, sempre con l'intento di trovare la spiegazione dell' origine delle cellule tetranucleate, ho avuto agio di sorprendere delle figure nucleari dall' aspetto non normale, di cui alcune possono considerarsi come il risultato di irregolarità sopraggiunte durante la prima divisione del nucleo della cellula madre delle megaspore, altre sembrano determinate da fusione dei due nuclei delle cellule binucleate oppure da loro incompleta divisione, altre infine sono di tale natura che mi hanno indotto per un certo tempo a ritenere che i nuclei delle cellule tetranucleate potessero provenire per divisione diretta o frammentazione dai nuclei delle cellule binucleate.

Per dare una idea di queste figure accennerò ad alcune delle più importanti fra esse: Talvolta ad es. i due nuclei provenienti dalla divisione del primitivo nucleo della cellula madre mostransi ancora riuniti fra loro da un sottile cordone cromatinico; in corrispondenza del quale essi subiscono come una forte stiratura (fig. 113). Questo cordone molto verosimilmente è prodotto dallo eccessivo stiramento di qualcuno di quei cromosomi ritardatari che permangono nel fuso quando gli altri hanno già raggiunto i poli. Fra i due nuclei vi è una distinta massa citoplasmatica fibrillare, il fragmoplasto, che nei casi ordinari non si forma mai in *E. Karwinskianus* var. *mucronatus*, appunto perchè alla divisione nucleare non segue mai la divisione cellulare. Nella stessa figura si scorge in seno al citoplasma un gran numero dei cosidetti nucleoli estranucleari (3).

Poco diversa dalla precedente è la figura 114, in cui i nuclei sono bene individuati, però persistono ancora le fibre del fuso, in seno alle quali vi sono due cromosomi che non hanno raggiunto i poli. Questo caso trova il suo riscontro nelle medesime irregolarità determinate dai cromosomi ritardatari durante la microsporogenesi (fig. 100).

Nella figura 115 si osserva nella massa citoplasmatica della cellula madre un voluminoso nucleo molto allungato e provvisto alle estremità di due grossi nucleoli. Si può desumere sia dalle dimen-

(1) Strasburger E., *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung.* Histol. Beiträge, VII. 1909, pag. 69.

(2) Strasburger E., *Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen.* Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XLVII, 1910, pag. 245.

(3) Questa figura è stata riprodotta ad un ingrandimento maggiore delle precedenti per mettere meglio in rilievo la struttura nucleare.

sioni della cellula madre, sia dall' aspetto del citoplasma riccamente vacuolizzato, sia infine dalle condizioni dell' epidermide nocellare, i cui elementi alla estremità apicale sono quasi schiacciati, che si tratta di uno stadio piuttosto adulto, certamente più adulto di quello riprodotto nella figura 107. E allora viene il dubbio che il voluminoso nucleo risulti dalla fusione dei due nuclei di una cellula precedentemente binucleata oppure rappresenti il prodotto di una tentata ma non compiuta divisione del nucleo della cellula madre. Ad avvalorare questo dubbio vi sono i casi illustrati nelle figure 116 e 117, nel primo dei quali in uno stadio molto giovane i due nuclei sono collegati da un breve istmo ; nel secondo invece, molto più adulto, come mostrano i numerosi vacuoli in seno al citoplasma e le cellule epidermiche schiacciate dell'apice nocellare, i due nuclei sono collegati da un lungo peduncolo, ed uno di essi è fornito di due nucleoli mentre l' altro ne è privo affatto.

Un altro caso ugualmente interessante ma non meno facile a spiegarsi è offerto dalla figura 118 : una cellula madre discretamente adulta contiene due nuclei, di cui il superiore molto grosso è trinucleolato e corrispondentemente trilobato, l' inferiore assai più piccolo è uninucleolato. Nelle ordinarie cellule binucleate (fig. 107) i nuclei sono di dimensioni uguali ; se anche questa è una cellula binucleata, com'è probabile, non è ovvio spiegare la causa di una differenza così accentuata nelle dimensioni dei due nuclei, ammenochè non si ammetta un tentativo abortito di frammentazione o divisione diretta del nucleo superiore. Potrebbe però anche trattarsi di una cellula tetranucleata, in cui i tre nuclei superiori siano in via di fusione. Ma i casi di gran lunga più frequenti sono quelli in cui i nuclei delle cellule binucleate si presentano fortemente bilobati, spesso in forma di manubri, e binucleolati (fig. 119). Sono stati precisamente questi casi che mi hanno indotto, come più sopra ho accennato, a ritenere per parecchio tempo come possibile una divisione diretta dei due nuclei per la produzione dei nuclei delle cellule tetranucleate, oltre al fatto di non averli mai sorpresi in divisione cariocinetica ; ed anche perchè talvolta i nuclei delle cellule tetranucleate sono di dimensioni molto differenti fra loro. Per esempio nella figura 120 il penultimo nucleo è molto più piccolo degli altri e ad intimo contatto coll' ultimo, del quale sembra come una gemma. Non sono riuscito però a stabilire se questi due nuclei sieno o no indipendenti l'uno dall'altro.

Ad onta di queste diverse constatazioni, l' idea della origine delle cellule tetranucleate dalle binucleate per divisione diretta

dei nuclei non mi ha mai sufficientemente convinto, malgrado mi abbia spinto a farne un cenno nella mia nota preliminare, sulla apogamia di *Erigeron Karvinskianus* var. *mucronatus* (1). La mia riluttanza si fondava su due motivi principali: 1) perchè di figure con nuclei fortemente lobati e con più nucleoli ne avevo rinvenute in altri stadi oltre che in quello delle cellule binucleate; 2) perchè la divisione diretta si considera di regola, benchè recenti ricerche tentino di mitigare il valore troppo dogmatico attribuito a tale credenza, come un fenomeno di senescenza, mentre le nostre cellule tetranucleate, pur rimanendo in qualche caso schiacciate a loro completo sviluppo dalla pressione dei tessuti circostanti, di solito si evolvono in strutture molto perfette e complicate, come avrò agio di mostrare più innanzi.

Dopo vane ricerche fatte per spiegare l'origine delle cellule tetranucleate, vane sopratutto perchè sul principio non sapevo distaccarmi dall'idea che esse provenissero dalle cellule binucleate, un caso fortunato è valso a togliermi da ogni incertezza. Fra le numerose figure di diacinesi e di fusi del nucleo in divisione della cellula madre, in cui mi accanivo a contare i cromosomi sempre con esito uniforme, in quanto sempre mi risultava un numero diploide, una ne incontrai nella quale il numero dei cromosomi era decisamente inferiore a quello calcolato fino allora. Si trattava di un fuso eterotipico i cui cromosomi disposti in maggior parte in una piastra equatoriale più o meno regolare mostravano non solo la loro natura di gemini, ma si lasciavano anche calcolare con relativa facilità a 17 (fig. 121, *a*, *b*). Uno di questi gemini nella figura 121 è alquanto spostato verso un polo ed ha forma un po' diversa dagli altri perchè si presenta a guisa di un manubrio. È chiaro che questo fuso avrebbe portato alla formazione di nuclei aploidi ed è anche logico pensare che i due nuclei così prodotti, per divisione omoetipica avrebbero generato una tedrade di nuclei megasporiali, quali appunto devono essere quelli delle nostre cellule tetranucleate. Io però questi stadi intermedi fra il fuso eterotipico e la tetrade adulta non li ho trovati, senza dubbio a causa della scarsa frequenza con cui essi devono ricorrere (essendo la grande maggioranza degli ovuli in ciascuna calatide costituiti per produrre un gametofito diploide), e quindi anche a causa delle non lievi difficoltà di discernerli da quelli propri dello sviluppo diploide.

(1) Carano E., *Nuovo contributo alla embriologia delle Asteracee*. Rend. R. Accad. Lincei, Vol. XXVIII ser. 5. 1° sem., 1919, pag. 412.

Il rinvenimento dunque di un fuso eterotipico e la conseguente possibilità di una normale divisione meiotica ci permette di fare piena luce sul modo di origine delle cellule tetranucleate e di rispondere esaurientemente alle domande sopra imposteci: 1). Le cellule tetranucleate rappresentano delle vere tetradi di nuclei megasporiali, di nuclei cioè forniti di un numero aploide, non diploide, di cromosomi; 2) Le cellule binucleate e le tetranucleate non appartengono allo stesso tipo di sviluppo del sacco embrionale, bensì a due tipi distinti, di cui il primo diploide, apogamo, il secondo aploide, normalmente sessuato; il primo di gran lunga più frequente, il secondo raro. *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* rientra perciò nel novero delle piante, non numerose finora, parzialmente apogame, quali *Thalictrum purpurascens* (1), *Marsilia Drummondi* (2), e forse anche *Elatostema acuminatum* (3), *Balanophora elongata* (4), *Burmannia coelestis* (5). È molto probabile che il numero di queste piante a comportamento misto, apo- e amfimittico, a cui appartengono anche dei *Hieracium* (6), aumenti in seguito considerevolmente; e non è neanche escluso che alcune delle piante dichiarate finora apogame, sottoposte ad accurato esame, si dimostrino tali soltanto parzialmente. Per citare un esempio: *Houttuynia cordata* è generalmente riportata nei lavori su questo argomento come apogama; però autori accorti come il Shibata e il Miyake aggiungono che la cellula madre delle megaspore oltre che equazionalmente può dividersi riduzionalmente: « Es scheint aber, dass in der Embryosackmutterzelle neben den typischen Teilung auch Reduktionsteilung vorkommt. Die karyokinetische Spindel, wie in fig. 13 dargestellt, mit schmaler Spindel und kleiner Anzahl von Chromosomen, haben wir einigemale angetroffen und können sie als Reduktionsfigur betrachten » (7).

Stabilita così l'origine delle cellule tetranucleate, che da ora in avanti potremo anche chiamare tetradi di nuclei megasporiali,

(1) Overton J. B., *Ueber Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens* (Vorläufige Mitteilung). Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXII, 1904, p. 274.

(2) Strasburger E., *Apogamie bei Marsilia.* Flora, Bd. 97, 1907, pag. 123.

(3) Strasburger E., *Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen.* Jahrb. f. wiss. Botanik, XLVII, 1910, pag. 245.

(4) Ernst A., *Embryobildung bei Balanophora.* Flora Bd. 106, 1914, p. 129.

(5) Ernst A., *Apogamie bei Burmannia coelestis* Don. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXVII, 1909. pag. 157.

(6) Nei *Hieracium* parzialmente apogami finora studiati, anzichè di apogamia, si tratta di aposporia; ma dal punto di vista del loro significato fisiologico i due processi possono ritenersi uguali.

(7) Shibata K. und Miyake K., l. c. pag. 143.

seguiamole nel loro ulteriore destino per vedere come si compie questo secondo tipo di sviluppo del sacco in confronto di quello diploide precedentemente descritto.

Epperò prima di inoltrarmi in questo studio voglio ancora con poche parole intrattenermi su una questione di molto interesse, ma sulla quale non mi è riuscito di chiarire abbastanza le idee. Fra i due modi di dividersi del nucleo della cellula madre, equazionale e riduzionale, è proprio esclusa qualsiasi relazione? Alcune figure che ho incontrate mi permettono di pensare che la relazione, benchè non evidentissima, c'è e che precisamente dalla divisione riduzionale per disturbi che intervengono in un certo momento della sua evoluzione, perfino quando essa è per compiersi interamente, si trapassa per così dire nei risultati della divisione equazionale. Un caso molto caratteristico è quello illustrato nella figura 122: nella massa citoplasmatica riccamente vacuolizzata di una cellula madre si osservano due nuclei, ciascuno dei quali, evidentissimamente bilobato, sembra proprio derivare dalla fusione di due nuclei precedentemente liberi o che tali erano per divenire. La spiegazione più attendibile dell'origine di una tale figura può essere questa che il nucleo della cellula madre abbia subito una divisione eterotipica non regolare e che i due nuclei così formati abbiano tentato una nuova divisione, la quale per le irregolarità sopraggiunte nella prima non ha sortito buon effetto. Ma, ripeto, le mie osservazioni al riguardo sono incomplete e per giungere a risultati più attendibili sarebbe necessario disporre di maggiore abbondanza di materiale, alla qualcosa io conto di provvedere in seguito.

Le tetradi di nuclei megasporiali rimangono talora schiacciate a loro completo sviluppo dalle cellule circostanti, vale a dire degenerano; e prima di scomparire mostrano i loro nuclei come piccole masse amorfe, avide di sostanze coloranti, ad esempio di safranina, con la quale tingonsi fortemente in rosso. Più spesso però sono capaci di ulteriore sviluppo, di cui la prima manifestazione è la comparsa in seno al citoplasma di vacuoli che ingrossano, specialmente tra un nucleo e l'altro, come si vede nella figura 123, nella quale il nucleo superiore è molto più voluminoso degli altri ed anche stirato e lobato.

Ora in relazione col fatto che ciascuno di questi nuclei rappresenta potenzialmente una megaspora, io ho notato dei comportamenti diversi delle cellule tetranucleate.

In casi rari ad es. ho osservato che uno solo di questi nuclei, il superiore, si accresce ed assume nella massa citoplasmatica la

posizione che è propria del nucleo primario del sacco, mentre gli altri mostrano segni di involuzione (fig. 124); ciò in conformità della regola generale per le Angiosperme, secondo la quale una megaspora soltanto è fertile, mentre le altre sono sterili e soccombono.

In altri casi ugualmente rari due dei quattro nuclei, i due superiori, tendono ad accrescersi, gli altri vanno a male.

Finalmente in casi molto più frequenti tutti e quattro i nuclei si sviluppano, e allora il superiore forma la triade oosferica e il nucleo polare superiore del gametofito femmineo, gli altri tre concorrono alla formazione della porzione antipodale del sacco.

Tenendo presente il maggior numero di esempi finora noti nelle Angiosperme, a me sembra che — con le debite eccezioni — si possa ammettere questa regola circa la germinazione delle megaspore per la produzione del gametofito femmineo:

Quando si forma una tetrade di distinte megaspore in seguito alla sporogenesi, l'inferiore è quella destinata a produrre il gametofito; essa infatti si accresce e schiaccia le altre sovrastanti. Non vale la pena qui di menzionare degli esempi, tanto essi sono numerosi.

Quando invece, per la mancata formazione di pareti divisorie durante la sporogenesi, si formano quattro nuclei megasporiali nella medesima cellula, la polarità per così dire s'inverte e allora generalmente è il nucleo megasporiale superiore quello che aumenta di dimensioni per dividersi in seguito e generare il gametofito femmineo, mentre gli altri vanno a male. Basta qui ricordare soltanto l'esempio di *Crucianella* così diligentemente studiato dal Lloyd (1) e quello di *Anthemis tinctoria* illustrato dall'Holmgren (2).

Qualunque sia la causa dell'opposto comportamento in questi due casi, sembra che la ragione escogitata e quasi universalmente adottata per spiegare nel primo caso il sopravvento della megaspora inferiore sulle altre - cioè che a questa megaspora affluisca, per la sua posizione più vantaggiosa in prossimità della base nocellare un nutrimento più abbondante - non sia molto probativa, altrimenti essa dovrebbe valere anche per il secondo caso, in cui invece è proprio il nucleo più lontano dalla base quello che si accresce a detrimento degli altri.

(1) Lloyd F. E. l. c., pag. 44.
(2) Holmgren I., l. c. pag. 173.

Piuttosto io ho notato per la mia pianta che il nucleo superiore della tetrade domina sin dal principio una massa di citoplasma più abbondante che gli altri (fig. 112); potrebbe quindi pensarsi che per questa e non per altra ragione esso sia meglio nutrito e più voluminoso degli altri. Le dimensioni di questo nucleo anche in seguito continuano ad aumentare e corrispondentemente aumenta l'estremità micropilare della nocella, schiacciando le cellule epidermiche circostanti, che a poco a poco vengono riassorbite; di guisa che la nocella medesima acquista la forma di una clava (fig. 123).

Nel caso in cui tutti e quattro i nuclei megasporiali concorrono alla formazione del gametofito femmineo, la loro divisione non si compie di solito contemporaneamente. La figura 125 illustra un esempio in cui i due nuclei megasporiali inferiori si sono già divisi e ne hanno prodotti quattro, mentre i due superiori sono ancora in uno stadio di riposo.

Un sacco in via di sviluppo proveniente dal concorso di quattro nuclei megasporiali e più adulto di quello illustrato nella figura precedente ho riprodotto da due sezioni successive nella fig. 126: vi si contano complessivamente otto nuclei, generati due a due dai primitivi nuclei megasporiali (1). I quattro superiori risaltano subito sugli altri per le loro maggiori dimensioni, conformemente alle maggiori dimensioni dei due nuclei megasporiali da cui provengono.

Gli otto nuclei tornano a dividersi per originare lo stadio adulto del sacco embrionale. Secondo la previsione più semplice sarebbe da attendersi che i nuclei dividendosi tutti otto dessero origine ad un sacco 16-nucleato come quello descritto dal Palm in *Pyrethrum partheniifolium* var. *aureum*, in cui ugualmente alla costituzione del gametofito femmineo partecipano tutti e quattro i nuclei megasporiali. Io però ho colto uno stadio in cui tutti i nuclei del sacco erano in divisione; ma, contro la mia aspettazione, i fusi nucleari invece che otto erano dieci, sicchè a divisione compiuta si sarebbe ottenuto un sacco embrionale adulto a venti nuclei (fig. 127).

Questo sacco presenta nell'estremità micropilare due fusi nucleari, di cui uno di profilo e l'altro di fronte, ma entrambi nella metafase, e nell'estremità antipodale sei altri fusi ben evidenti, tutti al termine dell'anafase e due altri gruppi di cromosomi c e c'

(1) Le linee tratteggiate tra le due figure indicano lo stesso nucleo come si presentava nelle due sezioni successive.

ai poli di un settimo e di un ottavo fuso, di cui i poli opposti non sono visibili perchè contenuti in un'altra sezione. In complesso dunque dieci fusi. Non è superfluo far rilevare la differenza nelle dimensioni e nello stadio fra i fusi micropilari e quelli antipodali, essendo i primi più voluminosi e alla metafase mentre i secondi più piccoli e al termine dell'anafase. Questa differenza d'altronde si rende manifesta, come abbiamo visto, fin dalla prima divisione dei nuclei megasporiali, essendo di essi i due superiori gli ultimi a dividersi (fig. 125).

La piastra equatoriale del fuso micropilare visto di fronte mi si è prestata abbastanza bene per numerare i cromosomi, in modo che ho potuto con sufficiente sicurezza contarne da 16 a 17 ossia il numero aploide per *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus*. Evidentemente questa è una nuova prova (non meno valida di quella fornitaci dal rinvenimento del fuso eterotipico), a sostegno del secondo tipo di sviluppo del sacco, oltre quello diploide apogamo sopra descritto.

Riguardo alla derivazione di questi fusi dai primitivi nuclei megasporiali, si può ritenere che i due fusi micropilari discendano dal nucleo megasporiale superiore, com'è molto probabile che i primi due fusi sottostanti al grosso vacuolo centrale derivino dal secondo nucleo megasporiale. Le cose si complicano quando si considera la discendenza degli altri fusi. Se essi fossero stati soltanto quattro come in *Pyrethrum partheniifolium* var. *aureum*, si sarebbe potuto senz'altro ammettere che due a due fossero stati prodotti dai rimanenti due nuclei megasporiali inferiori; e allora fra lo stadio a otto nuclei della figura 126 e quello della fig. 127 vi sarebbe stata perfetta interdipendenza, in quanto dagli otto nuclei dell'uno per una semplice divisione sarebbero derivati i sedici dell'altro. Invece i fusi sono sei; d'onde la necessità di ammettere che uno dei nuclei megasporiali inferiori, forse il penultimo, invece di due divisioni ne subisca tre, producendo in tal modo da per sè solo otto nuclei.

Se questo sacco avesse potuto raggiungere il suo definitivo sviluppo, i due fusi micropilari avrebbero prodotto la tetrade polare ossia le due sinergidi, l'oosfera e il nucleo polare superiore, tutti gli altri avrebbero concorso alla formazione della complessa regione antipodale e avrebbero dato il nucleo polare inferiore.

In tutte le piante finora studiate con sacco embrionale a sedici neclei (*Piperaceae*, *Penaeaceae*, *Euphorbiaceae*, *Asteraceae*, *Pandanaceae*) l'origine di un tale sacco è sempre la stessa, cioè

alla costituzione di esso concorrono tutti e quattro i nuclei megasporiali, ciascuno dividendosi due volte.

In *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* avviene in fondo la medesima cosa; senonchè, essendo i quattro nuclei megasporiali alquanto indipendenti nel loro ulteriore comportamento, uno di essi verso la estremità antipodale si divide, invece che due, tre volte e dà così impulso alla formazione di un sacco embrionale non più di sedici, bensì di venti nuclei. Nè è esclusa la probabilità, se non in *Erigeron Karwinskianus*, in altre piante ancora da studiarsi, che più di un nucleo e perfino tutti e quattro i nuclei megasporiali possano dividersi tre volte per dare un sacco embrionale a trentadue nuclei. In tal caso occorrerebbero per la formazione del sacco adulto cinque divisioni a partire dalla prima che subisce il nucleo della cellula madre, cioè tante quante ne occorrono per lo sviluppo del tipico sacco otto-nucleato delle Angiosperme. L'esempio di *Erigeron Karrivenskianus* a me sembra segni una prima tappa su questa via.

Ma nella nostra pianta ho osservato ancora uu caso di un giovane gametofito, che aveva appena compiuto le sue ultime divisioni, con dodici nuclei, ossia con la triade polare (oosfera e sinergidi) coi due nuclei polari (*np*) ancora separati e lontani (1) e con sette antipodi (fig. 128). Per l'origine di un tale sacco possiamo con molto fondamento ritenere che dei quattro nuclei megasporiali i due superiori si siano divisi due volte ciascuno, producendo complessivameute otto nuclei, e i due inferiori soltanto una volta, producendone altri quattro. Questo sacco sarebbe quindi identico per il suo modo di formazione a quello di *Tanacetum vulgare* descritto dal Palm.

Anche in *Tanacetum* però, oltre questo tipo di sacco che è il più frequente, ricorrono altri due tipi del pari interessanti, in uno dei quali tre dei nuclei megasporiali si dividono due volte, mentre il quarto, l'inferiore, una sola volta, donde la produzione di un gametofito a quattordici nuclei; e nell'altro tutti e quattro i nuclei si dividono due volte per dare origine ad un gametofito 16-nucleato.

Questi diversi comportamenti che si possono a giusta ragione considerare come modalità di un medesimo tipo di costruzione del sacco embrionale, cioè del tipo 16-nucleato, stanno a dimostrare anche in *Tanacetum*, come ho fatto rilevare più sopra in

(1) Il nucleo polare inferiore è segnato nella figura con un asterisco, essendo visibile nella sezione successiva.

Erigeron, una relativa indipendenza nel funzionamento dei nuclei megasporiali per partecipare alla formazione del gametofito femmineo, indipendenza rilevabile in *Tanacetum* come in *Erigeron* dalla diversità di fasi in cui trovansi i nuclei allorchè li sorprendiamo in divisione. Del resto la stessa indipendenza mostrano i nuclei megasporiali nella costruzione del sacco otto-nucleato del tipo *Lilium*.

Procurerò a questo riguardo di riunire in un quadro schematico i diversi tipi di sacco embrionale finora noti, alla cui costruzione partecipano tutti e quattro i nuclei megasporiali (v. Schema).

La cellula madre delle megaspore per divisione meiotica del suo nucleo non seguìta da formazione di pareti divisorie produce nel suo interno quattro nuclei megasporiali, i quali nelle Plumbaginee, secondo le recenti, importanti osservazioni del Dahlgren (1), senza subire ulteriori divisioni, diventano direttamente i nuclei del gametofito femmineo adulto tetranucleato, e precisamente di essi uno costituisce il nucleo dell'oosfera, due altri si fondono e formano il nucleo secondario, il quarto forma il nucleo dell'unica antipode.

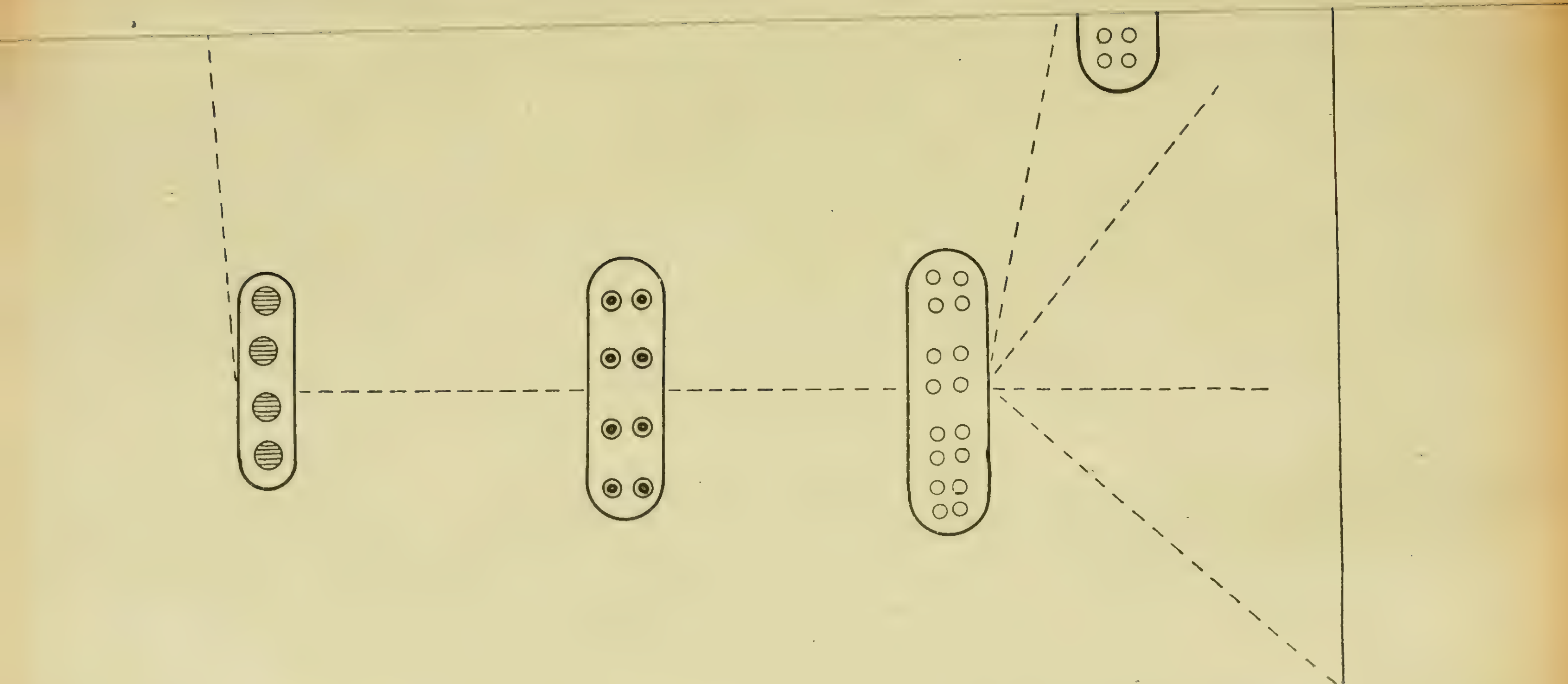
In *Lilium*, e in numerose altre piante che seguono lo stesso schema, i quattro nuclei megasporiali subiscono un'unica divisione per produrre un gametofito ottonucleato dall'aspetto simile al gametofito ordinario delle Angiosperme.

Pertanto in alcune piante, che nella costruzione del sacco embrionale seguono lo schema *Lilium*, sono state osservate delle modificazioni molto interessanti che ricorderò qui brevemente.

Il Frisendahl ad es. (2) in *Myricaria germanica* ha constatato che non di rado allo stato adulto il gametofito femmineo invece di otto nuclei, ne possiede cinque o anche sei, oppure sette, rispettivamente perchè un solo nucleo megasporiale si divide e gli altri rimangono indivisi, oppure due si dividono e due no, infine perchè tutti si dividono fuorchè uno. Nel primo caso dei quattro nuclei megasporiali appena formati uno rimane all'estremità micropilare del sacco e dividendosi genera l'oosfera e l'unica sinergide, gli altri tre si portano al polo opposto e, senza dividersi, due di essi diventano nuclei polari e fondendosi formano il nucleo secondario,

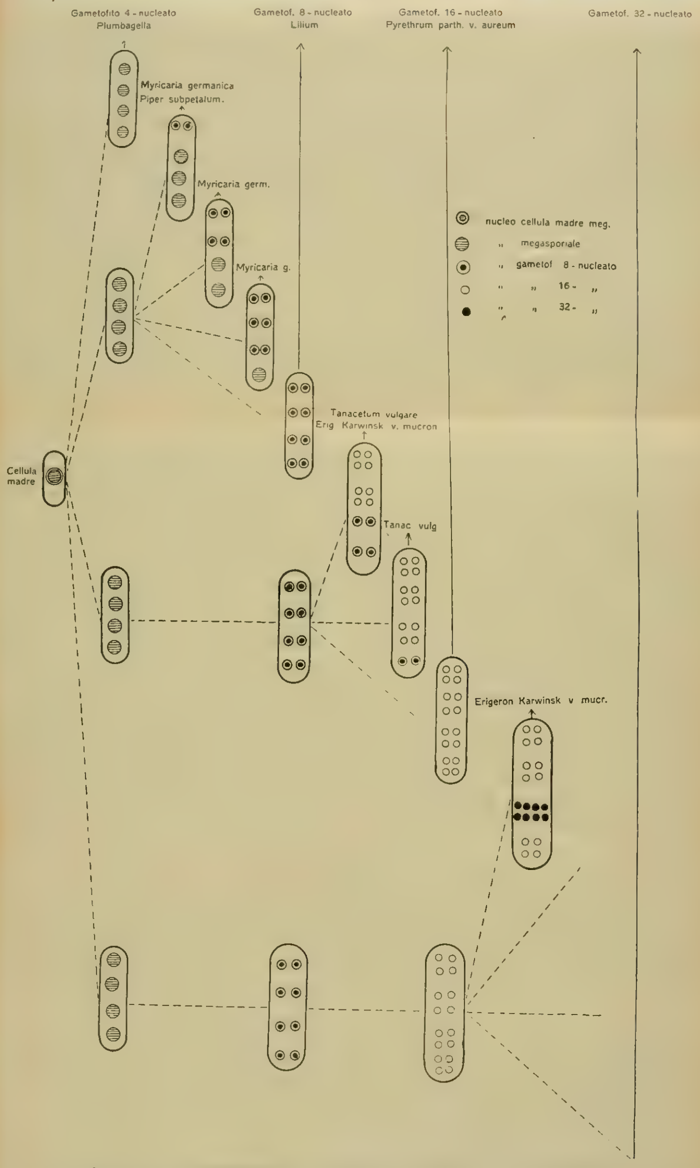
(1) Dahlgren K. V. O., *Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales*. K. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar. Bd. 56, n. 4, 1916, pag. 48.

(2) Frisendahl A., *Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an Myricaria germanica*. K. Sv. Vetenskapsakad. Handlingar. Bd. 48, n. 7, 1912, pag. 38.



Schemi di sviluppo di gametofiti femminei alla cui costituzione partecipano tutti e quattro i nuclei megasporiali.

Affinchè questi schemi riuscissero più chiari, si è tenuto conto semplicemente delle successive divisioni dei nuclei, senza alcun riguardo alla posizione e all'aspetto definitivo che essi assumono nel sacco.



Schemi di sviluppo di gametofiti femminei alla cui costituzione partecipano tutti e quattro i nuclei megasporiali.

Affinchè questi schemi riuscissero più chiari, si è tenuto conto semplicemente delle successive divisioni dei nuclei, senza alcun riguardo alla posizione e all'aspetto definitivo che essi assumono nel sacco

il terzo forma il nucleo dell'unica antipode (1). Nel secondo caso due dei nuclei megasporiali rimangono al polo micropilare e si dividono originando le due sinergidi, l'oosfera e il nucleo polare superiore, gli altri due vanno al polo antipodo e senza dividersi diventano l'uno il nucleo polare inferiore e l'altro il nucleo dell'unica antipode. Nell'ultimo caso i due nuclei megasporiali che rimangono al polo micropilare si dividono come sopra; degli altri due che vanno al polo opposto uno si divide e dà il nucleo polare inferiore e un'antipode, l'altro non si divide e dà una seconda antipode.

Oltre a *Myricaria*, altre piante presentano delle analoghe deviazioni dallo schema ottonucleato di *Lilium*. Ad es. *Piper subpetalum*, studiato dal Palm (2), mostra non di rado dei gametofiti con cinque nuclei, precisamente perchè l'unico dei quattro nuclei megasporiali che si divide è quello che rimane al polo micropilare, mentre gli altri si portano al polo opposto e rimangono indivisi. È probabile che in via eccezionale si comportino in questo stesso modo *Lilium Martagon* (3) e *Tulipa Gesneriana* (4).

Nelle piante con gametofito femmineo 16-nucleato, fra cui *Pyrethrum partheniifolium* var. *aureum*, occasionalmente *Tanacetum vulgare* e forse anche *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus*, i quattro nuclei megasporiali si dividono una prima volta e danno uno stadio ottonucleato, dal quale mediante una ulteriore divisione si passa allo stadio adulto a sedici nuclei. Però anche questo schema di costruzione di sacco presenta delle modificazioni simili a quelle mostrate dallo schema *Lilium*; vale a dire dallo stadio ottonucleato, per mancata divisione delle due coppie di nuclei inferiori, può derivare un sacco a dodici nuclei, quale si riscontra abitualmente in *Tanacetum vulgare* ed anche in *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus;* oppure per mancata divisione soltanto della coppia calazale può derivare un sacco a quattordici nuclei, come avviene eccezionalmente in *Tanacetum vulgare.* Si tratta evidentemente di gradi intermedi, che segnano la via alla formazione del sacco 16-nucleato.

(1) Circa il modo di partecipare dei tre nuclei megasporiali indivisi alla formazione del sacco, l'autore accenna ad altre particolarità che non credo qui opportuno ricordare.

(2) Palm Bj., *Studien über Konstruktionstypen* etc., pag. 44.

(3) Sargant E., *The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon.* Annals of Botany, vol. X, 1896, pag. 466.

(4) Ernst A., *Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo von Tulipa Gesneriana* L. Flora, Bd. 88, 1901, pag. 43.

Infine nel caso da me segnalato in *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* i quattro nuclei megasporiali si dividono una prima volta e dànno lo stadio ottonucleato, poi tornano tutti a dividersi e generano sedici nuclei, dei quali quelli del terzo gruppo, vale a dire quelli provenienti in origine dal penultimo nucleo megasporiale, dividendosi ancora una volta, procurano la formazione di un sacco a venti nuclei. Questo tipo di sacco costituisce il primo gradino per la costituzione del sacco a trentadue nuclei, la cui esistenza finora è soltanto teorica.

Prima di terminare lo studio embriologico di *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus*, voglio rammentare che spesso s'incontrano, specialmente nei fiori più centrali delle calatidi, degli ovari contenenti due ovuli distinti con due distinti funicoli, nel qual caso giungono dal ricettacolo nella cavità ovarica due fasci vascolari, uno cioè per ciascun funicolo; altre volte si osservano due ovuli inseriti su un medesimo funicolo (fig. 129); altre volte ancora due nocelle disposte parallelamente o alquanto obliquamente fra loro e appartenenti al medesimo ovulo più o meno deforme. Analoghe anomalie ho riscontrate in *Erigeron glabellus*, e anche in questa pianta di solito nei fiori più centrali del disco. Anche lo Schwere (1) in *Taraxacum officinale*, il Don (2) in *Zinnia* e lo Small (3) in *Senecio vulgaris* hanno constatato la presenza di due ovuli nello stesso ovario. L'ultimo di questi autori, fondandosi sulla posizione che i due ovuli assumono nella cavità ovarica, sulla presenza in uno dei casi di un tramezzo fra i due ovuli, attribuisce a queste anomalie una importanza filogenetica, in quanto esse offrirebbero una nuova prova dell'affinità delle Composte con le Caliceracee. In alcuni dei casi da me incontrati sia di *Erigeron Karwinskianus*, sia di *E. glabellus* ho potuto rilevare con la massima evidenza che i fiori presentanti l'anomalia erano mostruosi, perchè risultavano dalla concrescenza di due fiori attigui. È probabile quindi che le anomalie in questione trovino la loro spiegazione in un semplice fenomeno di saldatura più o meno avanzata. I due ovuli crescendo si comprimono a vicenda e più o meno si deformano; nonpertanto in ciascuno di essi il gameto-

(1) Schwere S., *Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale* Web. Flora, Bd. 82, 1896, fig. 24.

(2) Don B., *On the origin of the ligulate rays in Zinnia.* Trans. Linn. Soc., vol. XVI, 1829.

(3) Small J., *Anomalies in the ovary of Senecio vulgaris* L. Annals of Botany, vol. XXX, 1916, pag. 191.

fito continua il più delle volte a svilupparsi normalmente, raggiungendo perfino lo stadio adulto. Nella figura 129 si osserva che uno dei due ovuli è molto più grande e possiede nella nocella una tetrade di nuclei megasporiali, dei quali i due inferiori sembrano andare a male, presentandosi come semplici corpi sferici privi di struttura; l'altro è più piccolo e con sacco embrionale fornito di due nuclei a forma di manubrio, di cui nella figura uno solo è visibile. Nello stesso ovario dunque troviamo realizzati i due tipi di sviluppo del gametofito femmineo da noi descritti in *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* e cioè nell'ovulo più grosso il tipo aploide normale, e nell'altro il tipo diploide che porta all'apomissia.

In una delle mie due note preliminari sulla embriologia di *Erigeron Karwinskianus*, precisamente in quella in cui esponevo i risultati delle mie esperienze sull'apogamia di questa pianta, facevo osservare che quando il taglio attraverso le giovani calatidi, per allontanare il tubo degli stami, era praticato troppo in basso, gli ovari dei fiori centrali molto danneggiati si disseccavano. Nonpertanto alcuni di questi ovari, pur essendo stata mozzata la loro estremità superiore, nonchè la base dell'ovulo, continuavano a svilupparsi, non solo, ma anche l'ovulo si accresceva spingendosi fuori della cavità ovarica. Ho illustrato uno di questi casi nella figura 130, in cui la linea tratteggiata segna il limite della grande apertura determinata dal taglio nel giovane achenio, attraverso la quale, come si vede chiaramente, l'ovulo ha continuato regolarmente a crescere malgrado avesse anch'esso la sua estremità mozzata. Il sacco embrionale rimasto illeso mostrasi già ripieno di albume e fornito all'estremità micropilare di un embrione discretamente adulto proveniente senza dubbio dalla segmentazione di una oosfera diploide. Una particolarità interessante però è che oltre all'embrione normale vi è in questo sacco un embrione avventizio situato proprio all'estremo opposto del primo e che sembra s'incunei per la base nell'interno del sacco, quasi adattandosi allo spazio concessogli, per cui si mostra alquanto deformato (fig. 130 e fotomicrogramma 2 nel testo). Nello stadio in cui ho colpito questo curioso sacco, l'embrione avventizio risultava già di numerose cellule ed aveva assunto la sua posizione definitiva; perciò non ho potuto stabilire con sicurezza quale fosse la sua origine. Tre ipotesi sono però possibili a questo riguardo: 1° che esso provenga da una cellula all'esterno del sacco e che secondariamente penetri in questo come succede frequentemente degli embrioni avventizi estrasaccali; 2° che abbia ori-

gine da un'antipode; 3° che abbia origine da una cellula dell'albume.

Ho esaminato parecchi preparati in stadi più giovani del precedente, in cui cioè l'embrione normale e l'albume erano appena al principio della loro formazione, ma neanche da essi ho potuto desumere dei dati ben evidenti sulla provenienza dell'embrione

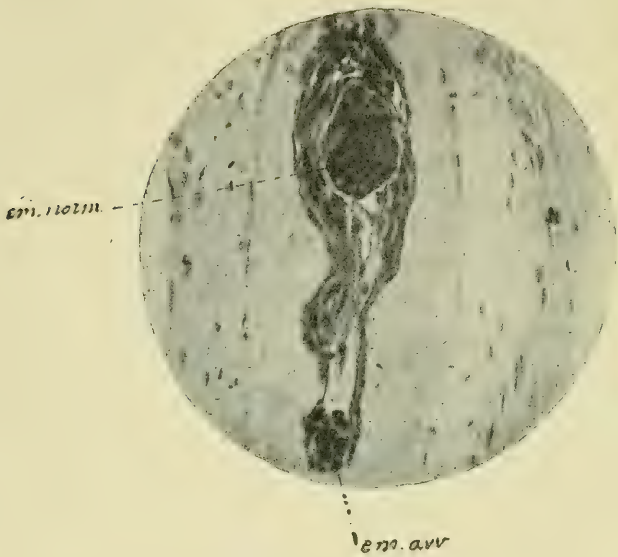


Fig. 2. — Sezione longitudinale in un giovane achenio di *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus*.

Nel medesimo sacco embrionale vi sono due embrioni: l'uno normale all'estremità micropilare, l'altro avventizio all'estremità calazale.

avventizio; senonchè degli indizi di una certa importanza mi sono stati offerti dalla frequente presenza di un gruppo di cellule nella regione calazale, proprio alla base del sacco, le quali fintantochè il sacco era in via di sviluppo non erano molto manifeste. Se queste cellule costituiscono già l'inizio del giovane embrione avventizio, allora la prima di queste ipotesi diventa la più attendibile.

Con questo caso di poliembrionia di *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* un nuovo esempio viene ad aggiungersi alla lista finora poco numerosa di piante apogame poliembrionate; poco numerosa però soltanto in senso assoluto, poichè tale non deve sembrare se si tien conto del numero relativamente scarso di di piante apogame note a tutt'oggi. Si ha infatti poliembrionia in

due specie di *Alchemilla* (1), in *Hieracium excellens* (benchè qui il fenomeno si colleghi con l'aposporia piuttosto che con l'apogamia) (2), in *Burmannia coelestis* (3), in *Balanophora?* (4), in *Atamosco texana* (5), in *Erigeron Karwinskianus*; ciò che lascia facilmente prevedere che con la scoperta di nuove piante apogame anche il numero delle poliembrionate dovrà aumentare.

In possesso di questi diversi esempi, in massima parte ancora ignoti allorchè il Winkler nel 1908 scriveva il suo importante lavoro sulla partenogenesi e apogamia nel regno vegetale, molta validità vien tolta ad una delle due sue principali argomentazioni per sostenere che l'oosfera delle piante a partenogenesi somatica (ooapogamia dello Strasburger) non ha il valore di una cellula ordinaria dello sporofito come ritiene lo Strasburger, ma rimane sempre un'oosfera, pur possedendo lo stesso numero di cromosomi delle cellule dello sporofito medesimo (6). La prima di queste argomentazioni è che dall'oosfera di piante dioiche a partenogenesi somatica si sviluppano contemporaneamente piante femminee e piante maschili, mentre se l'oosfera fosse uguale ad una cellula ordinaria dello sporofito, si dovrebbero produrre soltanto piante femminee come per una semplice propagazione. La seconda argomentazione Winkler la fa risiedere nella circostanza che mentre lo sviluppo di embrioni avventizi da cellule della nocella, quindi dello sporofito, è quasi sempre collegato con la poliembrionia, la partenogenesi somatica non lo è quasi mai. Ora è proprio questa l'argomentazione infirmata dai parecchi esempi su riferiti. Ma vi è di più: « Wir müssen annehmen », scrive il Winkler, « dass in beiden Fällen (cioè nella formazione di embrioni avventizi e nella partenogenesi) ein besonderer spezifischer Reiz die jeweils in Entwicklung tretenden Zellen zur Embryogenese veranlasst. Wären nun Eizelle und Nucelluszellen physiologisch einander ganz gleich organisiert, so müsste man erwarten, dass beide Zellarten in gleichen Weise auf den Reiz reagierten..... In Wirklichkeit aber verläuft die Sache eben so,

(1) Murbeck Sv., *Ueber Anomalien im Baue des Nucellus* etc., pag. 1–4.

(2) Rosenberg O., *Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium*, ... pag. 162.

(3) Ernst A. und Ch. Bernard, *Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryo und des Endosperms von Burmannia coelestis* Don. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. II Sér., vol. XI, 2e partie, 1912, pag. 243.

(4) Ernst A., *Embryobildung bei Balanophora*, ... pag. 143.

(5) Pace L., *Apogamy in Atamosco.* Bot. Gazette, vol. LVI, 1913, pag. 387.

(6) Winkler H., *Ueber Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche.* Progressus Rei Botanicae, Bd. II, 1908, pag. 398 e seg.

dass entweder nur die Eizelle allein reagiert, oder aber nur die Nuzelluszellen.....». Ora nel caso di *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* noi ci troviamo dinanzi ad un esempio di partenogenesi somatica in cui si sviluppano ad un tempo due embrioni, l'uno normale proveniente dall'oosfera diploide, l'altro avventizio, molto probalmente di origine estrasaccale, quindi sporofitica, dinanzi dunque ad un esempio che è in aperta contradizione con le affermazioni del Winkler, in quanto serve proprio a provare il contrario di ciò che egli sostiene. Sembrerebbe cioè, a voler fare uso dello stesso ragionamento del Winkler, che, avendo molto probabilmente il medesimo stimolo determinato le due sorta di cellulle — l'oosfera e la cellula estrasaccale — a svilupparsi in embrioni, esse debbano avere alcunchè di affine. Epperò io non intendo giungere a questa conseguenza; noto soltanto che una delle argomentazioni su cui il Winkler basava la sua opinione contro quella dello Strasburger non ha oggi più quella importanza che poteva meritare parecchi anni addietro.

Discussione e conclusioni.

In *Senecio vulgaris*, come anche in *Aster Novae-Angliae* e in *Solidago serotina*, contrariamente alle affermazioni del Winge e del Palm, il gametofito femmineo possiede alla sua estremità antipodale delle vere, autentiche antipodi e non delle megaspore che ne farebbero le veci.

La cellula madre delle megaspore in queste tre piante produce per un normale processo di sporogenesi una tetrade di distinte megaspore; di cui una sola sopravvive, quella che genera il gametofito femmineo tipicamente ottonucleato, le altre soccombono e più o meno presto non ne rimane più traccia.

Delle quattro megaspore disposte regolarmente in pila quella che sopravvive, cioè la fertile, sia in *Senecio vulgaris*, sia in *Solidago serotina* non è la micropilare, come ritengono il Winge e il Palm, bensì la calazale, a parte naturalmente qualche rara, possibile eccezione in cui però io non mi sono imbattuto.

In *Aster Novae-Angliae* la megaspora fertile è spesso la inferiore; però non meno frequentemente succede che fra le diverse megaspore si stabilisce da principio una gara, nella quale di solito due soccombono subito e le altre, che possono essere o la seconda e la quarta, a contare dalla micropilare, o la prima e la terza, o più raramente la prima e la quarta, continuano a

disputarsi lo spazio, finchè una di esse ha il sopravvento e si accresce a detrimento dell'altra. Questa può essere in ordine di frequenza la quarta, la terza, la seconda; mai nei miei preparati ho osservato che si accresca la prima; e benchè non escluda che possano esservi anche di tali casi, essi devono certamente costituire la eccezione, mentre secondo il Palm dovrebbero essere la regola.

Riguardo all'origine dei « sacchi embrionali accessori » di *Aster Novae-Angliae* non posso esprimere un giudizio definitivo, perchè non ho mai incontrato alcuno degli esempi così vistosi come quelli descritti sia dal Chamberlain che dal Palm. In un caso nondimeno ho osservato nella estremità del sacco normale degli elementi molto ingranditi, uno dei quali già binucleato e l'altro coll'unico grosso nucleo in divisione. Sebbene non fosse possibile nella figura cariocinetica calcolare con perfetta esattezza il numero dei cromosomi, sicuramente esso era circa il doppio di quello aploide (cinque) dei nuclei del sacco. Questa osservazione m'indurrebbe a ritenere che le cellule ingrandite appartengano alla calaza e che perciò i « sacchi accessori » abbiano origine aposporica.

In questo lavoro ho ripreso in esame alcune anomalie del sacco embrionale di *Bellis perennis* da me descritte qualche anno fa; e malgrado il parere contrario del Palm circa la spiegazione che io ne detti, non posso che affermarmi nella mia opinione. Non si tratta nè di sacchi aposporici, nè tanto meno di megaspore che si accrescano oltre quella che genera il sacco embrionale normale, bensì di antipodi che ingrandiscono modificando più o meno il loro contenuto. L'anomalia insorge quando il sacco ha raggiunto il suo definitivo sviluppo, e fra le antipodi che conservano il loro aspetto normale e quelle che si modificano più o meno profondamente esistono tutti i gradi intermedi. Il caso illustrato dal Palm, a voler giudicare sia dalla sua figura abbastanza enigmatica sia dalla descrizione, sembra che non abbia nulla a che fare con le su ricordate anomalie, ma piuttosto può ripetere la sua origine dallo sviluppo di più megaspore non appartenenti, come ammette l'autore, alla stessa tetrade, bensì a tetradi differenti. Infatti l'archesporio di *Bellis perennis*, che in generale è costituito di una unica cellula madre, in alcuni rari casi è bicellulare.

Come rara eccezione ho riscontrato in *Bellis perennis* un embrione di origine estrasaccale. Esso proviene da una cellula del grosso tegumento e si è accresciuto digerendo i tessuti circostanti, senza penetrare, come è regola generale per gli embrioni estrasaccali, nell'interno del sacco, ma determinando su di esso una

forte depressione. Nell'interno del sacco l'embrione normale manca, invece si è sviluppato regolarmente l'albume. Questo è il primo esempio, per quanto a me consta, di embrione estrasaccale segnalato nelle Asteraceae; esso mi sembra si possa considerare come un caso parallelo ai casi di aposporia tanto interessanti, illustrati dal Rosenberg in *Hieracium*: in *Bellis* si tratta di una cellula del tegumento che per uno speciale stimolo si divide e diventa direttamente l'embrione; in *Hieracium* si tratta ugualmente di una cellula del tegumento (oppure dell'epidermide o della base della nocella), la quale però stimolata non dà origine direttamente all'embrione, bensì ad un sacco embrionale aposporico; è soltanto l'oosfera di questo sacco che produce l'embrione.

Interessante dal punto di vista della sua embriologia si è dimostrato *Erigeron glabellus*. Il megarchesporio, come in *Aster Pattersonii* studiato dal Palm e in parecchie specie di *Chrysanthemum*, di *Pyrethrum* ecc., è pluricellulare, potendo risultare fin di undici elementi e forse anche più. Ciascuna cellula madre delle megaspore subisce un processo meiotico così regolare ed evidente che sono stato attirato a seguirne le tappe principali, specialmente della prima divisione, per potermi formare un giudizio personale sulla produzione dei gemini. Devo riconoscere che molta importanza spetta in questo processo allo stadio cosidetto di « seconda contrazione ». Il filo cromatinico rimasto semplice fino a questo stadio ed apparentemente continuo, per approssimazione delle branche delle anse, che si formano nello spirema, si raddoppia e si riduce in conseguenza ad occupare circa la metà dello spazio che prima occupava nella cavità nucleare, donde l'aspetto di una contrazione del filamento. Questo filamento così raddoppiato, in seguito si accorcia, ingrossa e si scinde in nove distinti gemini. Nove è dunque il numero aploide per questa pianta, che ho calcolato di solito nella diacinesi, ma anche al termine dell'anafase sia della prima che della seconda divisione. Il numero diploide è diciotto, calcolato nelle cellule del giovane tegumento. In seguito alla divisione eterotipica si forma una diade i cui nuclei si dividono omeotipicamente, ma alla divisione nucleare non segue questa volta la formazione di parete; dimodochè da ogni cellula madre delle megaspore si produce una diade di cellule binucleate. Soltanto in via eccezionale alla divisione nucleare omeotipica segue la divisione cellulare, nel qual caso si forma una tetrade di distinte megaspore. Compiuta la megasporogenesi tutta la nocella, che intanto si è ingrandita considerevolmente, rimane completamente occupata da cellulle binucleate. Un identico processo deve compiersi in

Aster Pattersonii, malgrado il Palm sostenga che si formino delle distinte tetradi; la qual cosa deduco, oltre che dalle figure, dal fatto che anch'egli ad un certo momento osserva la nocella piena di cellule binucleate. Parecchie di queste cellule, di cui ciascuna corrisponde alla somma di due megaspore, iniziano il loro accrescimento per dare origine al sacco embrionale, altre invece rimangono subito schiacciate. Quelle che tendono a svilupparsi e che rappresentano altrettanti sacchi nello stadio binucleato, comprimendosi a vicenda per la conquista dello spazio, si deformano più o meno, finchè una generalmente prende il sopravvento e, allungandosi in direzione del micropilo, produce il gametofito femmineo, mentre le altre rimangono per parecchio tempo in posto ossia alla base del gametofito femmineo. Spesso però succede che si accrescono più cellule binucleate, ciò che a completo sviluppo porta alla formazione di parecchi gametofiti più o meno deformati dalla reciproca compressione. Il gametofito adulto talvolta ha l'aspetto ordinario, risulta cioè regolarmente di una triade polare, di una triade antipodale e di un nucleo secondario; tal'altra invece rimane evidentemente influenzato nella sua struttura definitiva dalla persistenza alla sua base delle cellule binucleate. Infatti dei due nuclei megasporiali, che rappresentano come nel tipo *Scilla* lo stadio binucleato del sacco embrionale, quello superiore o micropilare con due divisioni successive forma la triade oosferica ed un nucleo polare; quello inferiore o calazale o non si divide, oppure, se si divide, i due nuclei così formati vanno a male, tranne in qualche caso in cui è molto probabile che si dirigano verso l'alto, per andare ad unirsi al nucleo polare superiore, come risulterebbe dalla presenza in taluni sacchi di tre nuclei riuniti insieme là dove deve formarsi il nucleo secondario. Allora le antipodi assenti verrebbero sostituite nel loro ufficio dalle cellule binucleate superstiti.

Mi è capitato di osservare, sebbene raramente, che dei sacchi embrionali nello stadio binucleato invece di allungarsi verso il micropilo, cambiavano polarità e movevano in direzione opposta, cioè verso la base dell'ovulo, digerendo i tessuti che trovavano sul loro percorso e giungendo proprio a contatto dell'epidermide. Disposizioni analoghe sono state osservate dal Lloyd nelle Rubiaceae. A questo riguardo faccio rilevare che parecchie particolarità embriologiche ho potuto constatare comuni a *Erigeron glabellus* e alle Asteraceae in generale da una parte e alle Rubiaceae dall'altra. Queste particolarità, che potrebbero a tutta prima sembrare delle semplici ricorrenze strutturali nelle due famiglie, non le menzionerei, se non servissero a dimostrare che anche dal punto di

vista della loro embriologia le Asteraceae e le Rubiaceae mostrano molte affinità. Nelle Rubiaceae il megarchesporio è di regola pluricellulare; nelle Asteraceae è generalmente unicellulare, talvolta pluricellulare. Nell'una e nell'altra famiglia la cellula madre di solito produce una tetrade di distinte megaspore; talora invece, per soppressione della divisione cellulare, forma dei nuclei megasporiali. Sia nelle Rubiaceae, sia nelle Asteraceae non si sviluppa che un unico sacco embrionale, anche quando l'archesporio è pluricellulare. Se eccezionalmente se ne sviluppano di più, o si dirigono tutti verso il micropilo (*Galium Mollugo*, *Erigeron glabellus*) oppure uno verso il micropilo e l'altro o gli altri in direzione opposta (*Asperula montana*, *Erigeron glabellus*). Quando, in luogo di una tetrade di distinte megaspore, si producono quattro nuclei megasporiali, nelle Asteraceae frequentemente tutti e quattro partecipano alla formazione del gametofito femmineo (*Tanacetum vulgare*, *Pyrethrum parthenii-folium*, *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus*). Nelle Rubiaceae invece (*Crucianella*) un nucleo soltanto, il superiore, produce il gametofito; nondimeno qualche volta tutti quanti subiscono una prima divisione; il che dimostra che non è escluso il caso, sia pure in via assolutamente eccezionale, che tutti i nuclei megasporiali possano partecipare alla costruzione del gametofito femmineo. Gli stadi osservati dal Lloyd non sono completi sotto questo aspetto; però mentre egli sostiene che sempre un nucleo solo provvede alla formazione del gametofito femmineo (« No exception to this rule has been observed », pag. 46), alcune figure non gli dànno ragione. P. es. la figura 18 della sua Tav. X mostra chiaramente 1° che fra i due nuclei megasporiali più vicini all'estremità micropilare si è formato un gran vacuolo (il futuro vacuolo centrale del sacco embrionale adulto); 2° che dal nucleo superiore sono derivati due nuclei i quali dividendosi un'ultima volta avrebbero dato l'apparecchio oosferico (oosfera e sinergidi) e il nucleo polare superiore; 3° che dal nucleo inferiore sono derivati due altri nuclei, che con una ulteriore divisione avrebbero prodotto le antipodi e il nucleo polare inferiore. Anche la fig. 21 della medesima tavola parla nello stesso senso. In *Erigeron glabellus* come nelle Rubiaceae il sacco embrionale destinato a svilupparsi si accresce nella direzione del micropilo, mentre gli altri rimangono in posto e vengono in seguito riassorbiti. In *Erigeron glabellus*, come in *Crucianella*, le antipodi a completo sviluppo del sacco talvolta rimangono completamente distrutte. L'aspetto, la disposizione, il numero delle antipodi nel sacco

adulto di molte Rubiaceae corrispondono esattamente a quelli delle Asteraceae. Spesso p. es. le antipodi sono in numero di tre, con le due superiori più piccole, giustapposte o sovrapposte, e la inferiore molto più grande e tubolosa a guisa di un austorio; in alcuni casi invece per divisione delle tre primitive antipodi se ne forma un numero più o meno grande. Il nucleo per ciascuna antipode è unico; benchè non di rado ve ne sieno parecchi. L'albume nelle Rubiaceae è, secondo le descrizioni del Lloyd, generalmente nucleare; nelle Asteraceae al contrario è generalmente cellulare. Il proembrione (1) nelle Rubiaceae è pluricellulare, risultando di una pila di parecchie cellule; nelle Asteraceae è negli esempi finora studiati sempre bicellulare. In tutte e due le famiglie l'embrione si edifica per mezzo di quattro cellule o segmenti.

Nella microsporogenesi di *Erigeron glabellus*, come anche di *E. Karwinskianus* var. *mucronatus*, la membrana divisoria fra le microspore non compare in seno alle fibre che collegano i nuclei fra loro, bensì formasi centripetamente, cioè a guisa di un cercine, che avanzando dalla periferia verso il centro, strozza la massa citoplasmatica, nè più nè meno come nei processi di divisione cellulare di molte piante inferiori. Tale modalità di formazione della parete delle microspore non dev'essere rara nelle Asteraceae, giacchè il Tahara ne fa un cenno anche in *Chrysanthemum*.

Erigeron Karwinskianus var. *mucronatus* è una pianta parzialmente apogama, possedendo nella medesima calatide megagametofiti diploidi in maggioranza e megagametofiti aploidi. La microsporogenesi nei fiori apogami si effettua con poche irregolarità; però a completo sviluppo dei granelli pollinici la maggioranza di essi va a male. Il megagametofito diploide si edifica secondo lo schema classico di *Antennaria alpina*: vale a dire il nucleo della cellula madre dà per tre divisioni equazionali successive (di cui però la prima nella profase mostra ancora alcune delle figure caratteristiche della divisione riduzionale) otto nuclei diploidi, che si distribuiscono e si foggiano nel modo consueto del gametofito otto-nucleato delle Angiosperme.

La microsporogenesi nei fiori normali deve procedere in modo regolare, avendo io rinvenuto delle antere, le cui teche erano piene di granelli già adulti, molti dei quali possedevano nel loro interno il microgametofito coi due nuclei generativo e vegetativo.

(1) Col nome di proembrione io intendo quella fila o complesso di cellule derivante dalla divisione dello zigoto, in cui non vi è ancora alcun accenno alla differenziazione dell'embrione prop. detto.

Per la formazione del megagametofito aploide il nucleo della cellula madre si divide riduzionalmente in quattro nuclei megasporiali, che per la mancata formazione di pareti divisorie, rimangono immersi nella stessa massa citoplasmatica. Sembra in alcuni casi che uno solo di questi nuclei, il superiore, si accinga a dividersi per produrre da solo il gametofito femmineo, e che gli altri vadano a male; in altri casi sembra che concorrano i due superiori. Di solito però tutti e quattro i nuclei si dividono e partecipano alla formazione del gametofito; e allora uno di essi per doppia divisione produce la tetrade polare, ossia le due sinergidi, l'oosfera e il nucleo polare superiore; tutti gli altri concorrono alla formazione di una complessa regione antipodale. Ho osservato un sacco in via di sviluppo contenente dieci fusi nucleari, dei quali due all'estremità micropilare e otto nella estremità opposta; tale sacco, che a divisione compiuta avrebbe avuto venti nuclei, secondo me, segna un passaggio alla formazione di un tipo di gametofito a trentadue nuclei, ossia il massimo che possiamo immaginare per un gametofito alla cui costituzione concorrano quattro nuclei megasporiali.

Riassumendo dunque, in una stessa pianta di *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* e in una medesima calatide sono possibili i seguenti tipi di sviluppo di sacco embrionale: 1) diploide; 2) aploide; e in questo secondo tipo i seguenti sottotipi: *a*) da un solo nucleo megasporiale; *b*) da due nuclei megasporiali; *c*) da quattro nuclei megasporiali.

Benchè i due tipi di sviluppo diploide e aploide di gametofiti in *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* sieno fra loro indipendenti, purtuttavia ricorrono talora durante le prime divisioni della cellula madre nell'uno e nell'altro caso delle irregolarità tali che fanno pensare alla possibilità o al tentativo di produzione di gradi intermedi fra i due tipi. Nel tipo aploide ad es. sembra talvolta che i quattro nuclei megasporiali mirino a fondersi due a due; nel tipo diploide invece spesso sembra che i due nuclei prodotti dalla divisione del nucleo della cellula madre tendano a dividersi amitoticamente.

Nei fiori apogami ho riscontrato un caso di poliembrionia determinato dalla formazione di un embrione normale dalla oosfera diploide e di un embrione avventizio molto probabilmente di origine estrasaccale, cioè da una cellula della base della nocella.

Prima di terminare voglio ancora accennare alla questione della origine dell'albume nelle Asteraceae. La Jacobsson-Stiasny nel tentativo fatto di utilizzare l'albume come carattere filogene-

tico nelle Angiosperme (1), fondandosi sulle osservazioni del Merrel (2) e del Land (3) in *Silphium*, dell'Eichler in *Tragopogon* (4) e del Mottier in *Senecio aureus* (5) attribuisce alle Composte un albume nucleare, sotto la quale denominazione cadono « ebenso diejenigen Gewebe die niemals Zellwände ausbilden, wie jene, bei welchen Wandbildung erst nach einem mehr oder weniger langen Zeitraum der Kernteilung folgt » (pag. 468). Cosicchè anche per questo carattere le Composte sarebbero bene a posto fra le Synandrae, di cui le famiglie finora studiate sarebbero tutte ad albume nucleare (Cucurbitaceae, Campanulaceae, Lobeliaceae, Stylidiaceae: pag. 583). L'autrice però osserva (pag. 549) che il Land per *Erigeron philadelphicus* descrive « eine merkwürdige Spindelstellung » un fuso cioè, quello della prima divisione del nucleo secondario, disposto orizzontalmente nel sacco e in corrispondenza del cui piano equatoriale si forma una parete che è parallela all'asse longitudinale del sacco medesimo. Dunque questa specie di *Erigeron* non ha albume nucleare bensì cellulare, giacchè sin dalla prima divisione si forma la membrana. Una constatazione identica io (6) ho fatta studiando l'embriogenesi di *Bellis perennis* (pag. 259, fig. 7); non solo, ma ho osservato ripetutamente un altro fatto interessante, cioè che le prime divisioni delle cellule dell'albume e la direzione delle loro pareti manifestano un orientamento determinato e costante in relazione con l'orientamento delle prime pareti dell'embrione, come se si esercitasse una influenza reciproca fra le due formazioni (pag. 263, fig. 16-*b*). Perciò anche in *Bellis* l'albume è cellulare. Ugualmente in *Calendula arvensis* (pag, 273) e in *Cichorium Intybus* (pag. 292) ho potuto constatare che l'albume è sin dal principio cellulare. L'Holm-

(1) Jacobsson-Stiasny E., *Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen.* Sitzungsberichte der K. Akad. der Wissensch., Wien, Math-Nat. Kl. Bd. CXXIII, 1914, pag. 467.

(2) Merrell W. D., *A contribution to the life history of Silphium.* Bot. Gaz., vol. XXIX, 1900, pag. 99.

(3) Land W. J. G., *Double fertilization in Compositae.* Bot. Gaz., vol. XXX, 1900, pag. 252.

(4) Eichler K., *Uber die doppelte Befruchtung bei Tragopogon orientalis.* Sitzungsberichte der K. Ak. der Wissensch. Wien, Math-Nat. Kl., Bd. CXV, 1906, p. 851.

(5) Mottier D. M., *On the Embryosack and Embryo of Senecio aureus* L. Bot. Gaz., vol. XVIII, 1893, pag. 242.

(6) Carano E., *Richerche sull'embriogenesi delle Asteracee.* Ann. di Bot., vol. XIII, 1915.

gren recentemente in *Eupatorium glandulosum* (1) ha anche lui osservato la formazione di albume cellulare. A questi esempî io posso aggiungerne anche degli altri constatati da me in *Solidago serotina*, *S. canadensis*, *Conyza ambigua*, in cui dunque sin dalla prima divisione del nucleo secondario vi è formazione di membrana. Sicchè, tirando la somma, il numero delle Asteraceae con albume cellulare è almeno finora maggiore di quello con albume nucleare; epperò il giudizio della Jacobsson se non è errato è per lo meno prematuro, in quanto nelle Asteraceae si possono avere e l'uno e l'altro tipo di albume. Nonpertanto io penso che sarebbe molto opportuno controllare i pochi casi di Asteraceae indicati con albume nucleare, perchè dubito che, se non tutti almeno qualcuno di essi rientri nell'altra categoria. Ma se pure in seguito al controllo risultasse che realmente nelle Asteraceae vi sono degli esempî con albume nucleare, la differenza fra i due comportamenti nella stessa famiglia potrebbe trovare la sua spiegazione in un semplice fenomeno fisiologico, piuttosto che in ragioni d'indole filogenetica; inquantochè se la cavità del sacco è piuttosto piccola e il fragmoplasto della prima divisione del nucleo secondario abbastanza grosso da poter raggiungere i punti estremi della cavità stessa, sin dal principio si stabilisce la parete cellulare; se la cavità invece è ampia e i fusi nucleari piccoli si rende necessaria la formazione di parecchi nuclei prima che sia possibile lo stabilirsi delle pareti. Ma in *Helianthus annuus* mi risulta che la cavità è ampia, che il primo fragmoplasto non è capace di superarla; tuttavia la parete in seguito alla prima divisione si forma ugualmente; senonchè l'albume, già fin dal principio cellulare, incomincia a colmare la estremità micropilare, in cui trovasi l'embrioncino e poi procede a mano a mano verso la estremità opposta.

In conclusione l'ultima parola sulla produzione dell'albume nelle Asteraceae non è stata detta; e perciò è prudente attendere prima di poterne cavare delle deduzioni d'indole generale. Per ora quello che a me importa di rilevare è che nelle Asteracee il maggior numero degli esempî finora noti sono ad albume cellulare e non nucleare.

Prima di terminare sento il grato dovere di ringraziare il mio Maestro Ch.mo Prof. R. Pirotta per l'interessamento dimostrato per queste mie ricerche.

Roma, 2 luglio 1920.

(1) Holmgren I., *Apogamie in der Gattung Eupatorium*. (Vorl. Mitteil.). Sv. Bot. Tidskrift, Bd. 10, 1916, pag. 268.

***

Questo lavoro era gia corretto nelle sue bozze, allorchè sono venute a mia conoscenza tre interessanti memorie pubblicate molto recentemente dall'Holmgren (1), dal Dahlgren (2) e dallo Small (3) su argomenti strettamente affini a quelli da me trattati.

L'Holmgren esamina parecchie specie sessuate di *Erigeron* da un punto di vista cito-embriologico, in relazione con una specie apogama, *Erigeron annuus*, e parecchie specie di *Eupatorium* di confronto con la specie apogama *Eupatorium glandulosum*. I risultati dell'Holmgren coincidono nei punti più essenziali con quelli veramente interessanti del Rosenberg sui *Hieracia* apogami per ciò che riguarda la citologia e le questioni che ad essa si riconnettono circa la genesi delle piante apogame, inquantochè, come pei *Hieracia*, anche per *Erigeron annuus* e *Eupatorium glandulosum* si può ammettere una origine ibrida (4).

Fra le specie sessuate di *Erigeron* l'Holmgren ricorda *E. glabellus*, il cui numero aploide dei cromosomi, calcolato nelle cellule madri del polline in divisione, è uguale a nove. Con questa osservazione concorda pienamente la mia riguardo alla megasporogenesi nella medesima pianta.

Il Dahlgren studia lo sviluppo dell'albume nelle Asteracee, argomento di cui ebbi ad occuparmi anche io nel mio lavoro sulla Embriogenesi delle Asteracee. Osservai fin da allora, e lo misi bene in evidenza, che sia in *Bellis perennis* e *Calendula arvensis* citata dal Dahlgren (5), sia in *Helianthus annuus* e *Cichorium Intybus* l'albume è cellulare. Per *Helianthus* aggiungevo che l'albume non riempiva subito con la prima divisione

(1) Holmgren J., *Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen Erigeron und Eupatorium.* K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 59, N° 7, 1919.

(2) Dahlgren K. V. O., *Zur Embryologie der Compositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung.* Zeitschr. f. Bot., Jahrg. 12, H. 3, 1920, pag. 481.

(3) Small J., *The origin and development of the Compositae.* London, 1919, pp. XI + 334.

(4) Sulla questione dell'origine dell'apogamia ho pubblicato un articolo riassuntivo in *Rivista di Biologia*, Vol. II, 1920, pag. 410 e 633.

(5) Riguardo alla interpretazione che il Dahlgren dà alla figura 5 della mia nota *Su particolari anomalie del sacco embrionale di Bellis perennis* (Ann. di Bot. Vol. XI), devo far rilevare che il reticolo disegnato nell'interno del sacco rappresenta l'insieme delle cellule dell'albume e non una massa citoplasmatica unica con tre nuclei, come suppone l'autore svedese.

del nucleo secondario la cavità del sacco embrionale, bensì incominciava prima a colmare la porzione micropilare, pur essendo sin dal principio organizzato in tessuto. Nel presente lavoro ho aggiunto gli esempi di *Solidago serotina*, *S. canadensis*, *Conyza ambigua*.

I numerosi casi studiati dal Dahlgren servono quindi a rimuovere anche i pochi dubbi che io ho espressi nelle conclusioni di queste ricerche e ad affermare che nelle Asteracee l'albume è, almeno come *regola generale*, cellulare, benchè come giustamente fa notare il Dahlgren, diversi gruppi di Asteracee (Vernonieae, Anthemideae, Arctotideae, Cynareae e Mutisieae) rimangano ancora inesplorati sotto questo riguardo. Ma il Dahlgren rileva un altro fatto molto interessante, che è in antitesi con quanto sostiene la Jacobsson-Stiasny, vale a dire che nelle diverse famiglie delle Synandrae, fatta eccezione delle Cucurbitaceae, l'albume si dimostra cellulare anzichè nucleare, come ammette l'autrice.

Circa il poderoso e complesso lavoro dello Small, possiamo dire che si tratta principalmente del tentativo di costruzione di un albero genealogico del vasto gruppo delle Composte per mezzo del sussidio della morfologia e biologia fiorale, dell'anatomia, della embriologia, della citologia, della paleontologia, della distribuzione geografica, ecc. È un lavoro dal quale non potrà prescindere chiunque avrà da occuparsi d'ora in avanti delle Composte, qualunque argomento egli tratti, non fosse altro per consultare ed attingere alla ricca bibliografia che chiude ogni capitolo. Riguardo alla embriologia lo Small prende a considerare in special modo *Senecio vulgaris*; e sono ben lieto di constatare che anche a lui, come al Dahlgren che si è occupato parimenti di questa pianta, il sacco embrionale è risultato fornito di vere e proprie antipodi e non di megaspore superstiti in loro vece, com'era stato ammesso dal Winge.

E. Carano.

SPIEGAZIONE DELLE FIGURE

Tavole IV–XII.

I disegni sono stati eseguiti con la Camera lucida Abbe. Gli oculari compensatori adoperati sono stati: 4, 6, 8, 18. Gli obbiettivi: 4, 5, 7* acromatici; 1'/15 semiapocr. imm. omog.; 3 mm. apocr. imm. omog.; tutti dell' Istituto ottico Koristka.

Senecio vulgaris.

Fig. *1–5.* Sacchi embrionali nello stadio 8–nucleato, più o meno adulti, con diversa costituzione della regione antipodale. Ingr. 450.

Aster Novae Angliae.

Fig. *6.* Giovane bozza nocellare con cellula madre nello stadio di sinapsi. Ingr. 600.

» 7. Giovanissima bozza nocellare con due cellule madri. Ingr. 600.

» *8.* Tedrade di megaspore appena formata. Ingr. 600.

» *9.* Stadio come il precedente; ma invece di una tetrade si è formata una coppia di cellule binucleate. Ingr. 600.

» *10.* Nella tetrade cominciano a prevalere la seconda e la quarta megaspora. Ing. 600.

» *11.* Tetrade di megaspore in cui la seconda e la quarta schiacciano le altre due. Ingr. 600.

» *12.* Spiegazione come nella figura precedente. La megaspora inferiore si mostra molto più sviluppata della seconda. Ingr. 600.

» *13.* Nella tetrade la prima e la terza megaspora prendono il sopravvento sulle altre due. Ingr. 600.

» *14.* Nella tetrade prendono il sopravvento la prima e la quarta megaspora. Ingr. 600.

» *15–16.* Tetrade di megaspore disposte in tetraedro. Ingr. 600.

» *17.* La terza megaspora prende il sopravvento. Ingr. 600.

» *18 (a–b).* Spiegazione come nella figura precedente. Ingr. 600.

» *19.* La megaspora inferiore schiaccia le sovrastanti. Ingr. 600.

» *20.* La megaspora inferiore si accresce, mentre la sua rivale tende a scomparire. Ingr. 600.

» *21.* Delle due megaspore che si accrescono a detrimento delle altre la seconda tende a prendere il sopravvento. Ingr. 600.

» *22.* Sacco embrionale nello stadio di nucleo primario. Le cellule dell'apice nocellare sono state completamente schiacciate. Ingr. 600.

» *23.* Stadio binucleato del sacco embrionale. Ingr. 600.

» *24.* Stadio tetranucleato del sacco embrionale. Ingr. 600.

» *25 (a–b).* I nuclei dello stadio tetranucleato si accingono all'ultima divisione. In ciascuno di essi si contano cinque cromosomi. Ingr. 600.

Fig. *26* (*a–c*). Stadio ottonucleato molto giovane del sacco embrionale. *si* sinergidi; *oo* oosfera; *np* nuclei polari; *an* antipodi. Ingr. 600.

» *27–28.* Stadi più adulti del sacco embrionale, con disposizione diversa delle antipodi. Ingr. 600.

» *29.* Sacco embrionale nello stadio di nucleo primario. Al disotto di esso persiste una megaspora, che non mostra però alcun incremento. Ingr. 600.

» *30.* Stadio binucleato del sacco embrionale. Al disotto del sacco persistono due megaspore. Ingr. 600.

» *31* (*a–c*). Stadio tetranucleato del sacco embrionale. Al di sotto persiste una megaspora. Ingr. 600.

» *32.* Stato ottonucleato del sacco embrionale. Al disotto vi è il residuo di una megaspora andata a male. Ingr. 600.

» *33.* Due cellule della calaza ingrandite al disotto del sacco embrionale. Ingr. 600.

» *34* (*a–b*). Un sacco embrionale adulto colle tre antipodi (*an*) schiacciate dall'accrescimento, nella stessa direzione del sacco, di parecchie cellule della calaza (s, s', s'', s'''). Ingr. 600.

Solidago serotina.

Fig. *35.* Diade al termine della divisione omeotipica. Ingr. 600.

» *36.* Giovane tetrade di megaspore. Ingr. 600.

» *37.* Giovane tetrade, al disotto della quale una cellula della calaza possiede tutto l'aspetto di una megaspora. Ingr. 600.

» *38.* Nella tetrade la penultima megaspora incomincia ad andare a male. Ingr. 600.

» *39.* La megaspora inferiore prende il sopravvento sulle altre, anzi la penultima è completamente schiacciata. Ingr. 600.

» *40.* Anche in questa figura la megaspora inferiore prevale; la prima e la terza sono in via di degenerazione, mentre persiste ancora la seconda. Ingr. 600.

» *41.* La megaspora inferiore ha schiacciato le altre, che ora mostransi come tre piccole masse informi all'apice nocellare. Ingr. 600.

» *42.* Stadio binucleato del sacco embrionale. Ingr. 600.

» *43.* Stadio tetranucleato del sacco embrionale. Ingr. 600.

» *44.* Stadio ottonucleato molto giovane del sacco embrionale. Ingr. 600.

» *45.* Sacco embrionale adulto. Ingr. 300.

» *46.* Prima divisione del nucleo secondario, seguìta da divisione cellulare. Ingr. 300.

» *47.* Embrione nei primi stadi di sviluppo, immerso nell'albume cellulare. Regione antipodale molto sviluppata. Ingr. 300.

Solidago canadensis.

Fig. *48.* Piastra equatoriale della divisione eterotipica nel nucleo di una cellula madre delle microspore. Vi si contano chiaramente nove cromosomi. Ingr. 1200.

» *49.* Giovane tetrade di megaspore con al disotto una cellula della calaza simulante una megaspora. Ingr. 600.

Fig. *50-51.* La megaspora inferiore cresce e schiaccia prima la penultima, poi le altre. Ingr. 600.

» *52.* Nucleo primario del sacco embrionale in via di divisione. Ingr. 600.

» *53.* Stadio tetranucleato del sacco embrionale. Ingr. 600.

Solidago Riddellii.

Fig. *54.* Piastra equatoriale della divisione eterotipica nel nucleo di una cellula madre delle microspore. Vi si contano chiaramente diciotto cromosomi. Ingr. 1200.

» *55.* Tetrade di megaspore. Ingr. 600.

» *56.* La megaspora inferiore si accresce e schiaccia le altre. Ingr. 600.

» *57.* Stadio binucleato del sacco embrionale. Ingr. 600.

» *58.* Sacco embrionale adulto con due antipodi binucleate, di cui la inferiore molto più sviluppata. Ingr. 300.

Bellis perennis.

Fig. *59.* Regione antipodale perfettamente normale di un sacco embrionale adulto. Ingr. 600.

» *60-61.* Regioni antipodali di due sacchi adulti con le cellule che ingrandiscono. Ingr. 600.

» *62.* Regione antipodale con antipodi inferiori che ingrandiscono. Ingr. 600.

» *63* (*a-c*). Sacco embrionale con un numero considerevole di antipodi, di cui alcune, intercalate fra le altre, sono molto più grandi. Ingr. 600.

» *64.* Sezione molto obliqua, quasi trasversale, nella regione antipodale di un sacco; delle antipodi alcune sono molto ingrandite, altre (inferiormente nella figura) conservano l'aspetto normale. Ingr. 600.

» *65.* Sacco embrionale circondato dallo strato epiteliale (*ep*). Superiormente si scorgono le sinergidi e il nucleo secondario. Manca l'oosfera, essendo contenuta in un'altra sezione. Le due antipodi superiori (*a n*) sono molto più ingrandite delle altre. Ingr. 600.

» *66* (*a-b*). Estremità inferiore di un sacco embrionale con lo strato epiteliale (*ep*) e la regione antipodale, di cui un'antipode si è enormemente ingrandita e mostra nel suo interno uno scarso citoplasma con un nucleo fornito di un voluminoso nucleolo (fig. 66 *b*). Ingr. 600.

» *67* (*a-b*). Estremità inferiore di un sacco con numerose antipodi, di cui alcune con aspetto normale (*a n*), altre, frapposte alle prime, molto ingrandite. In una di queste, che occupa una posizione centrale nella fig. 67 *a*, si vedono, anzichè tre nuclei ben distinti, tre voluminosi nucleoli. Ingr. 600.

» *68.* Due tetradi in una medesima nocella. Ingr. 600.

» *69.* Nella medesima nocella una tetrade ed una cellula madre in procinto di dividersi. Ingr. 600.

Erigeron glabellus.

Fig. *70.* Una bozza nocellare con numerose cellule madri delle megaspore in stadi differenti di divisione (c, c', c'', c'''). Ingr. 600.

Fig. *71.* Nucleo della cellula madre delle megaspore all'inizio della profase eterotipica. Ingr. 2250.

» *72.* Nucleo della cellula madre delle megaspore in sinapsi. Ingrandimento 2250.

» *73.* Nucleo della cellula madre delle megaspore che dalla sinapsi passa nello stadio di spirema. Ingr. 2250.

» *74.* Nucleo della cellula madre delle megaspore nello stadio di spirema. Ingr. 2250.

» *75.* Nucleo della cellula madre delle megaspore all'inizio dello stadio di seconda contrazione. Ingr. 2250.

» *76.* Nucleo della cellula madre delle megaspore nello stadio di seconda contrazione. Ingr. 2250.

» 77 (*a–c*). Formazione di nove gemini. Ingr. 2250.

» *78.* Nucleo della cellula madre delle megaspore nello stadio di diacinesi. Si contano chiaramente 9 gemini. L'asterisco indica il posto di un gemino che è visibile ad un fuoco molto differente dagli altri. Ingr. 2250.

» *79.* Fuso eterotipico della cellula madre delle megaspore, nello stadio di piastra equatoriale. Ingr. 2250.

» *80.* Fuso eterotipico al termine della divisione nucleare. Fra i due nuclei si osservano gli avanzi del fragmoplasto. Ingr. 2250.

» *81.* Fusi omeotipici al termine della divisione nucleare. Le scarse fibre sono destinate a scomparire senza che si formi membrana cellulare. Fra le fibre si notano i cosidetti nucleoli estranucleari. Ingr. 2250.

» *82.* Nocella ripiena di cellule madri al termine della divisione omeotipica. Ogni cellula madre produce una coppia di cellule binucleate. Ingr. 600.

» *83* (*a–c*). Nocella con cellule madri in stadi differenti di divisione. In *c* si scorgono le cellule sterili della nocella. Ingr. 600.

» *84.* Fra le coppie di cellule binucleate si osserva una vera e propria tetrade (*t*). In *c* si vede una cellula sterile binucleata. Ingr. 600.

» *85.* Fra le coppie di cellule binucleate si osserva una figura (*t*) che è un grado di passaggio fra la tetrade e la coppia di cellule binucleate. In *c* una cellula sterile con due nuclei binucleolati. Ingr. 600.

» *86.* Alcune cellule (*c b'*) delle coppie incominciano ad andare a male. Ingr. 600.

» *87.* Per ogni coppia va a male una cellula (*c b*, *c b'*). Ingr. 600.

» *88.* Alcune cellule binucleate ingrandiscono notevolmente e gareggiano fra loro per lo spazio, mentre altre (*c b*) rimangono perfettamente schiacciate. Ingr. 600.

» *89.* Le cellule binucleate che ingrandiscono rappresentano il sacco nello stadio binucleato. Di esse una o pochissime hanno il sopravvento e si accrescono nella direzione del micropilo, mentre le altre formano un gruppo verso la calaza. Ingr. 300.

» *90.* Ovulo con una nocella fornita di tre sacchi embrionali nello stadio binucleato. Di essi uno si dirige verso la base dell'ovulo a guisa di un austorio. Ingr. 300.

» *91.* Due sacchi embrionali, di cui uno nello stadio tetranucleato e

l' altro, molto più piccolo, ancora nello stadio binucleato. Ingrandimento 300.

Fig. *92.* Stadio tetranucleato del sacco con nuclei in procinto di dividersi per l'ultima volta. Ingr. 300.

» *93.* Sacco embrionale adulto con due antipodi. Ingr. 300.

» *94.* Sacco embrionale nello stadio tetranucleato coi due nuclei inferiori saldati fra di loro. Ingr. 300.

» *95.* Sacco embrionale nello stadio tetranucleato. Dei quattro nuclei tornano a dividersi soltanto i superiori. Ingr. 300.

» *96.* Sacco embrionale nello stadio tetranucleato. I due nuclei inferiori vanno a male. Ingr. 300.

» *97.* Due sacchi embrionali adulti, ma senza antipodi; soltanto uno con qualche residuo (*a s*). Inferiormente un sacco ancora nello stadio binucleato. Ingr. 300.

» *98.* Estremità superiore di un sacco embrionale adulto con tre nuclei in contatto per la formazione del nucleo secondario. Ingr. 300.

Erigeron Karwinskianus var. mucronatus.

» *99* (*a-b*). Cellula madre del polline in diacinesi. Alcuni cromosomi (*cru*) sono isolati, altri formano dei distinti gemini. Ingr. 2700.

» *100.* Cellula madre del polline al termine dell'anafase della divisione eterotipica. Sulle fibre del fuso si scorgono i cromosomi ritardatari. Ingr. 2700.

» *101.* Cellula madre del polline al termine della divisione eterotipica. All' equatore del fuso due enormi nucleoli estranucleari (?) Ingr. 2700.

» *102.* Tetrade di microspore insieme con due granelli pollinici nani. Ingr. 1200.

» *103.* Cellula madre delle megaspore col nucleo nello stadio di sinapsi. Ingr. 600.

» *104.* Nucleo della cellula madre delle megaspore in cui dal fitto groviglio sinaptico incominciano a svolgersi i filamenti. Ingr. 2700.

» *105.* Nucleo della cellula madre delle megaspore in diacinesi. Nella parte superiore della figura alcuni cromosomi sembrano appaiati. Ingr. 2700.

» *106 (a–c).* Prima divisione del nucleo della cellula madre delle megaspore. I cromosomi isolati, alcuni dei quali mostrano una fessura longitudinale, sono sparsi molto irregolarmente nel fuso. Se ne contano trentaquattro. Ingr. 2700.

» *107.* Cellula madre con due nuclei provenienti dalla divisione del primitivo nucleo. Ingr. 600.

» *108.* Stadio binucleato di un sacco embrionale diploide coi nuclei in via di divisione. Ingr. 600.

» *109.* Stadio tetranucleato di un sacco diploide coi nuclei pronti a dividersi ancora una volta. Ingr. 600.

» *110.* Sacco embrionale diploide adulto coi nuclei polari (*np*) ancora agli estremi opposti. Nel nucleo polare superiore, come nel nucleo delle sinergidi e dell'oosfera, si osservano due nucleoli. Ingr. 600.

Fig. *111.* Sacco embrionale diploide più adulto del precedente col suo aspetto definitivo. Anche qui i nuclei polari sono ancora liberi. Ingr. 600.

» *112.* Tetrade di nuclei megasporiali in una giovane nocella. Ingr. 600.

» *113–119.* Parecchie irregolarità nella divisione del nucleo della cellula madre, che rappresentano dei gradi intermedi fra una normale tetradogenesi ed una divisione ordinaria. Vedi maggiori dettagli nel testo. Ingr. della fig. 113: 1200; delle altre figure: 600.

» *120.* Tetrade di nuclei megasporiali, di cui il penultimo, molto più piccolo degli altri, sembra voglia fondersi con l'ultimo. Ingr. 600.

» *121 (a–b).* Fuso eterotipico del nucleo di una cellula madre delle megaspore con 17–18 cromosomi. Ingr. 2700.

» *122.* Cellula madre con due nuclei, di cui ciascuno sembra risultare dalla fusione di due altri nuclei. Ingr. 600.

» *123.* Tetrade adulta di nuclei megasporiali, il superiore dei quali è molto più voluminoso. Ingr. 600.

» *124.* Stadio di nucleo primario del sacco. I tre nuclei inferiori sembra che vadano a male. Ingr. 600.

» *125.* Tetrade adulta di nuclei megasporiali. I due nuclei inferiori si sono già divisi. Ingr. 600.

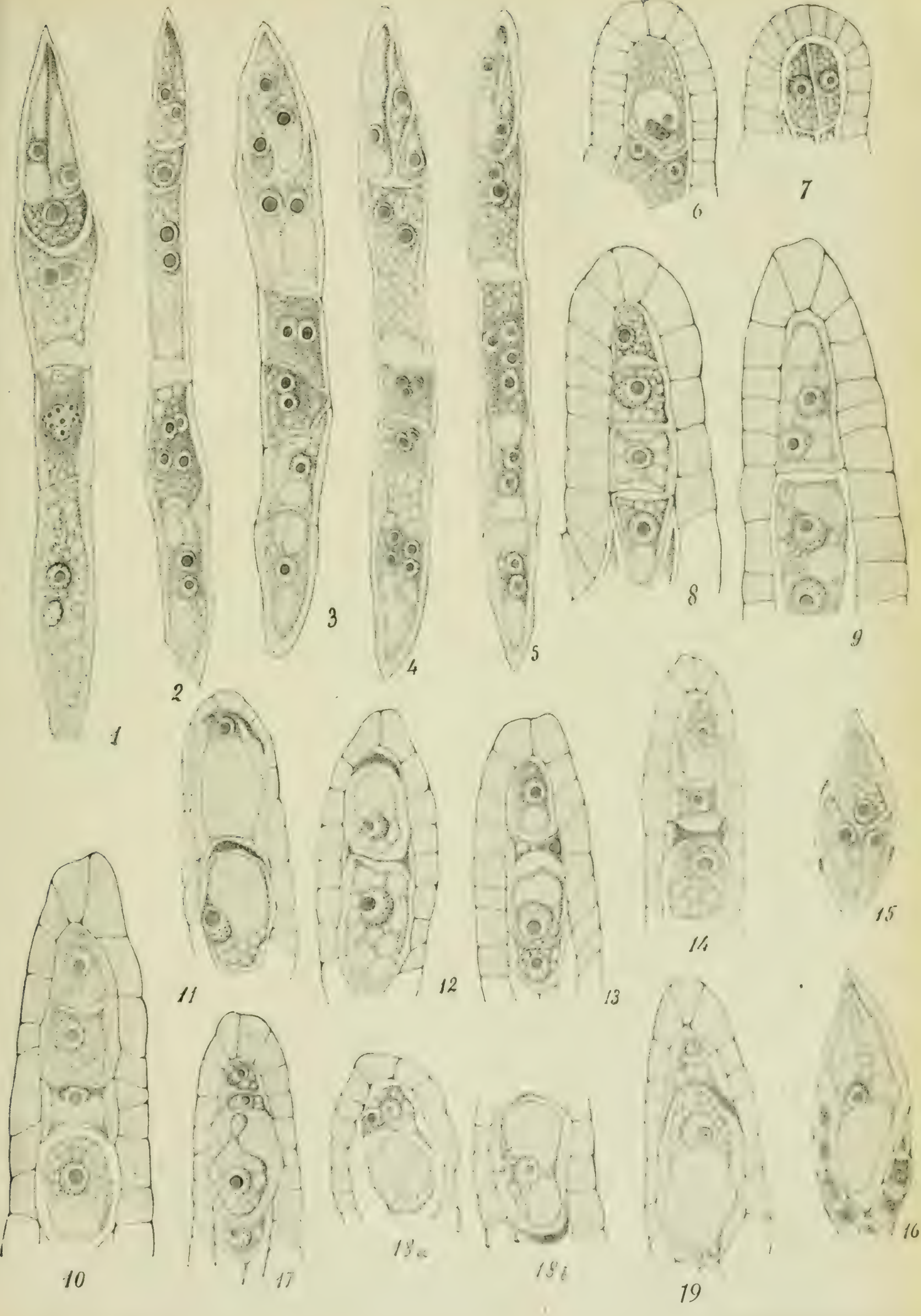
» *126.* Tutti i nuclei megasporiali partecipano alla formazione del sacco, e si sono già divisi una prima volta. Ingr. 600.

» *127.* Stadio di sviluppo di un sacco embrionale con dieci fusi nucleari. Due fusi nella estremità inferiore del sacco lasciano vedere soltanto i gruppi di cromosomi di un polo (*c*, *c'*), l'altro polo essendo nella sezione precedente. Nella piastra equatoriale di uno dei fusi della estremità micropilare si contano 17 cromosomi, ossia il numero aploide per la nostra pianta. Ingr. 600.

» *128.* Sacco embrionale aploide adulto coi nuclei polari ancora distinti (*np*). Il nucleo polare inferiore è segnato con un asterisco essendo contenuto in un'altra sezione. Ingr. 600.

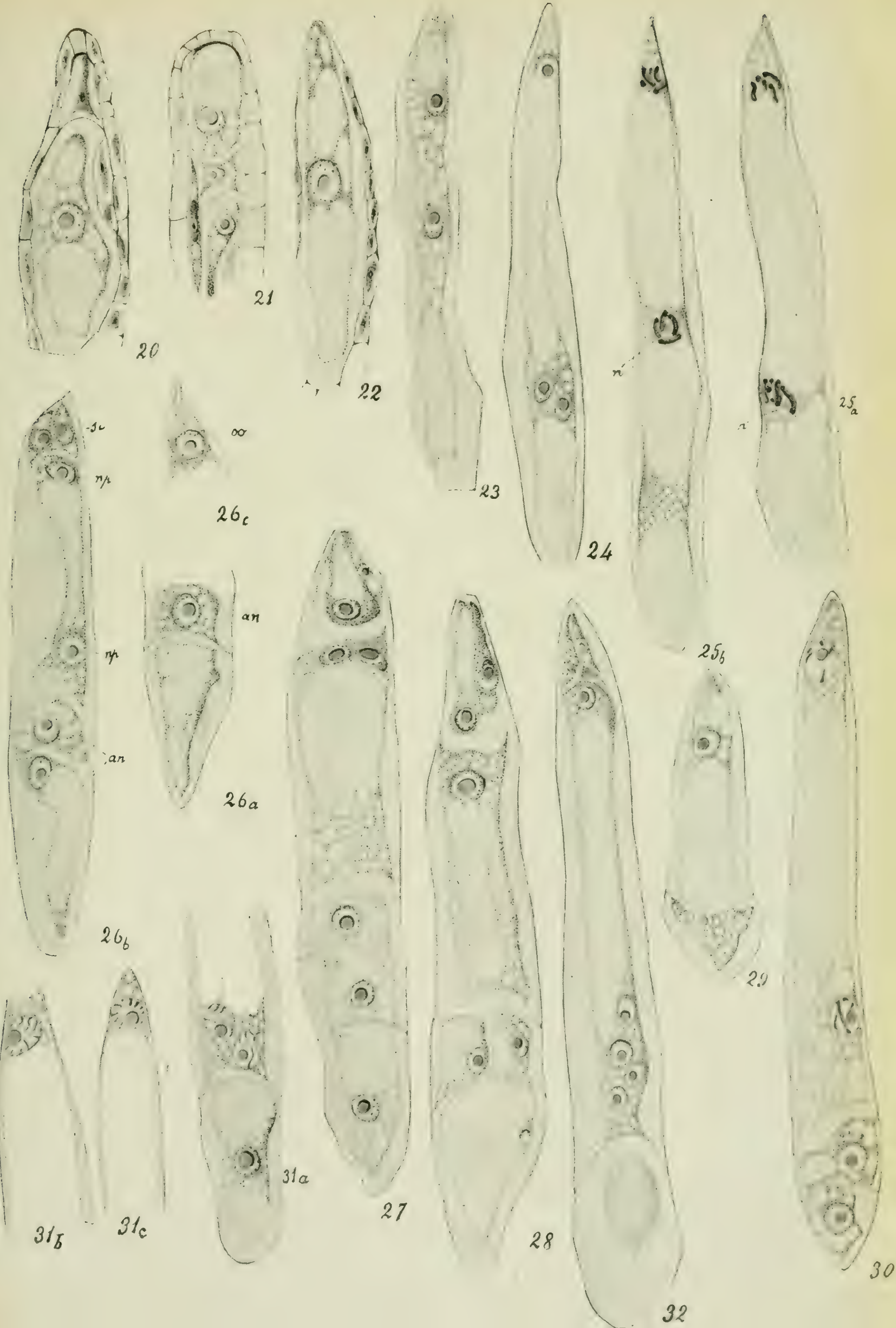
» *129.* Ovario con due ovuli inseriti sul medesimo funicolo. Ingr. 150.

» *130.* Achenio mozzato di una calatide castrata. L'ovulo, anch'esso mozzato, si è accresciuto fuori della cavità ovarica. Nel sacco, oltre l'albume, vi sono due embrioni, di cui uno normale più grosso (*e*), l'altro avventizio più piccolo (*e'*) all'estremità calazale. La linea tratteggiata indica il punto in cui l'achenio fu mozzato dal taglio. Ingr. 150.



E. CARANO *dis.*

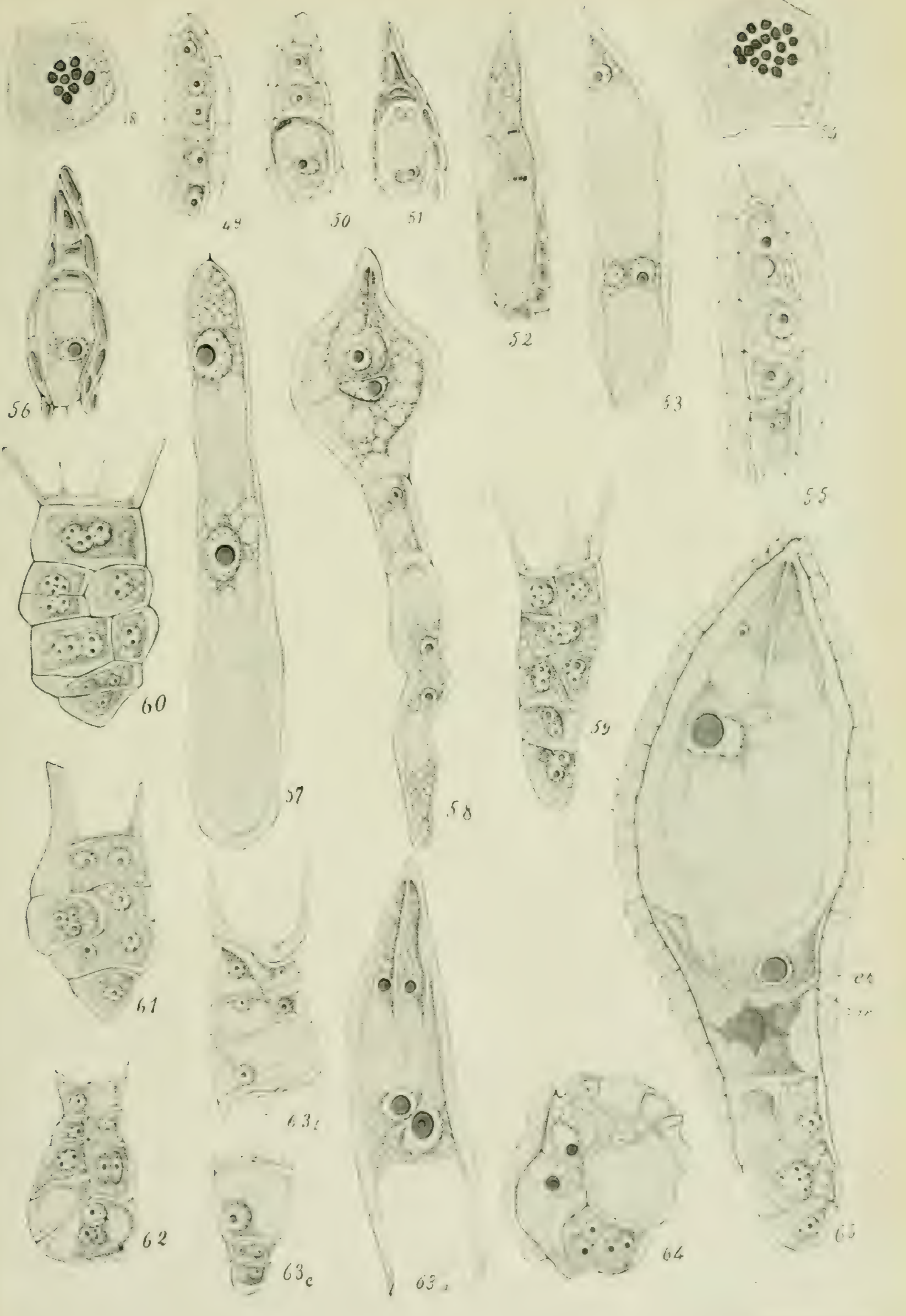
(Fotoincisioni Sansaini)


20
21
22
23
24
25a
25b
26a
26b
26c
27
28
29
30
31a
31b
31c
32
an
np



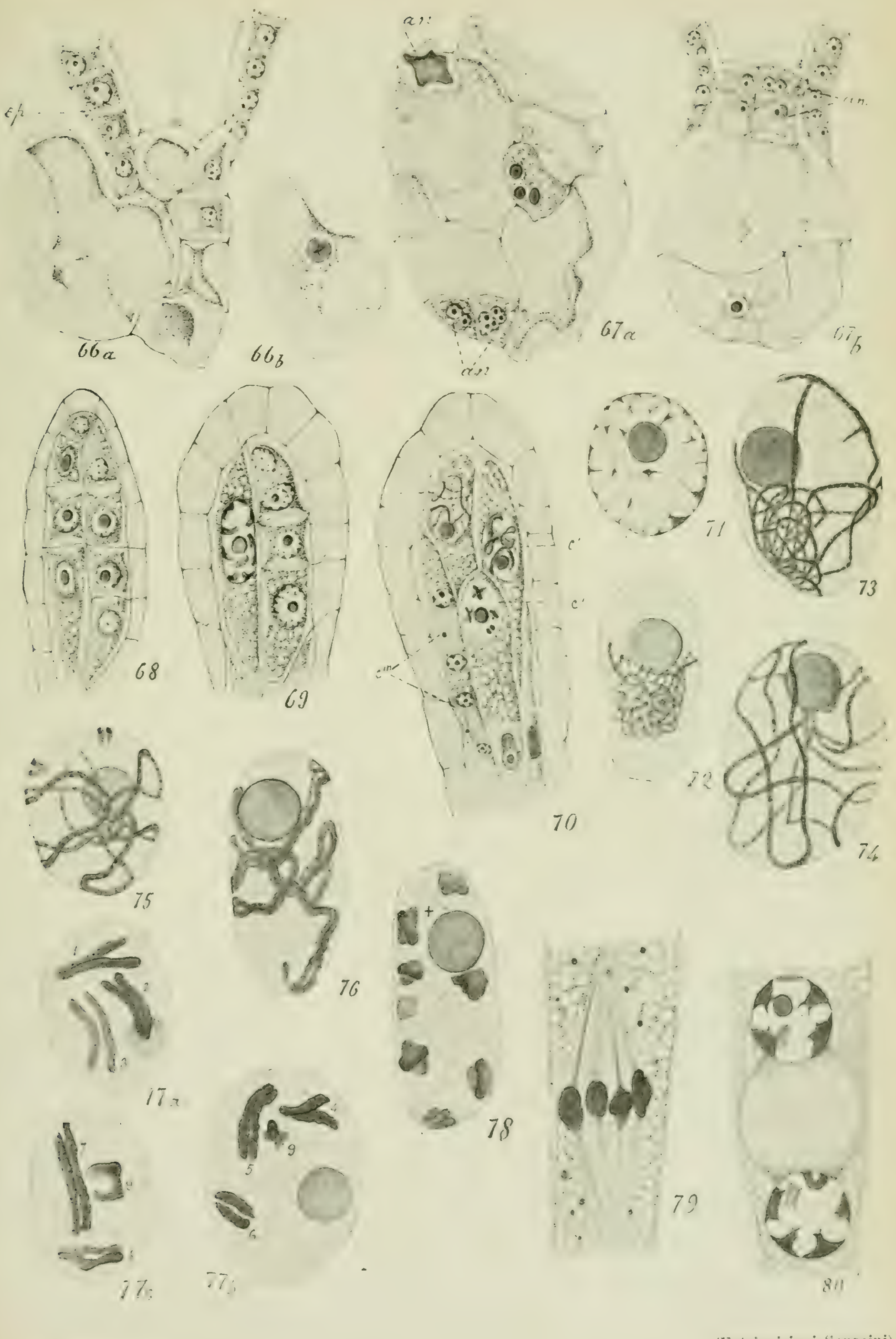
E. CARANO *dis.*

(Fotoincisioni Sansaini)



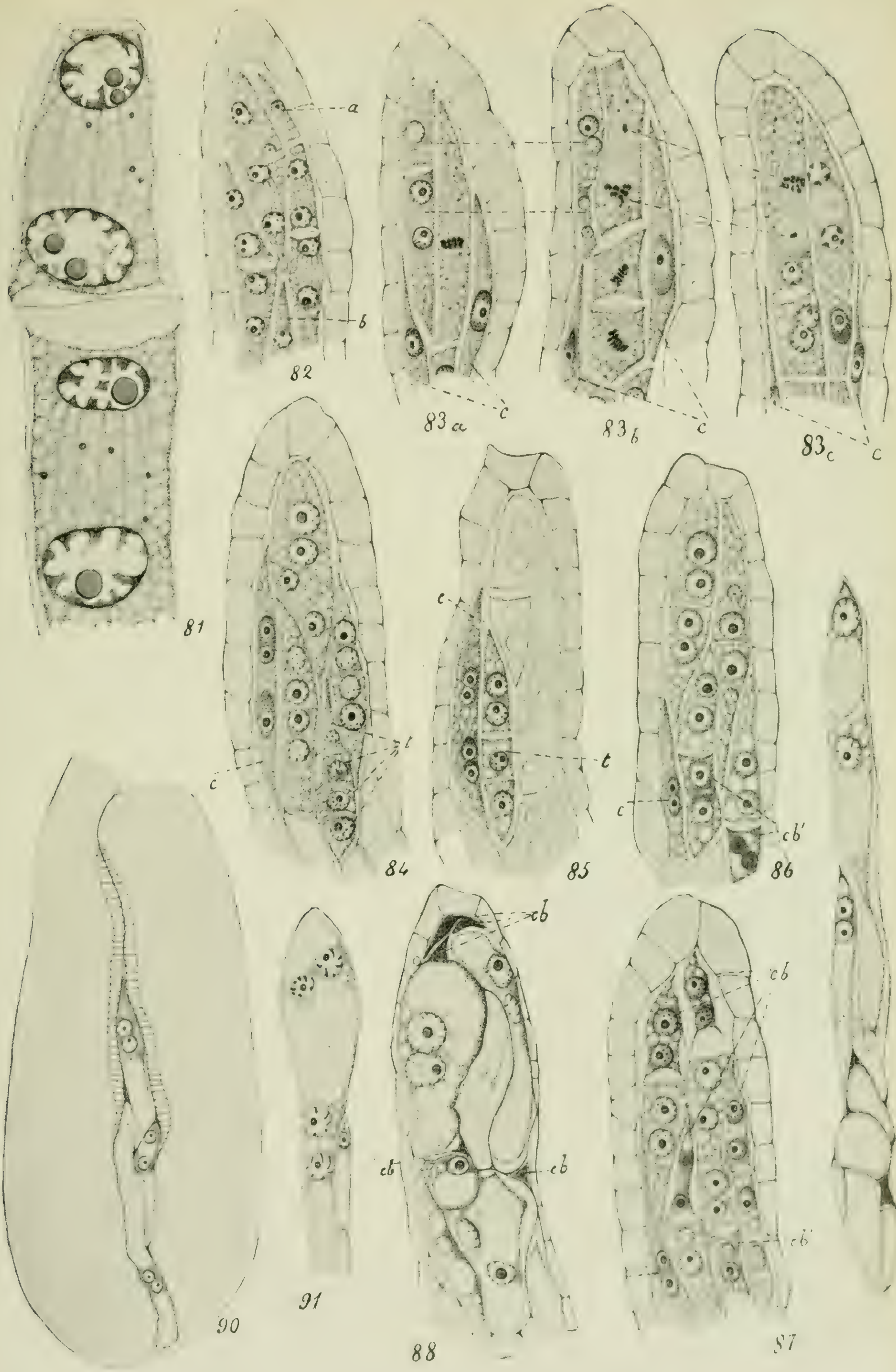
E. CARANO *dis.*

(Fotoincisioni Sansaini)



E. CARANO *dis.*

(Fotoincisioni Sansaini)

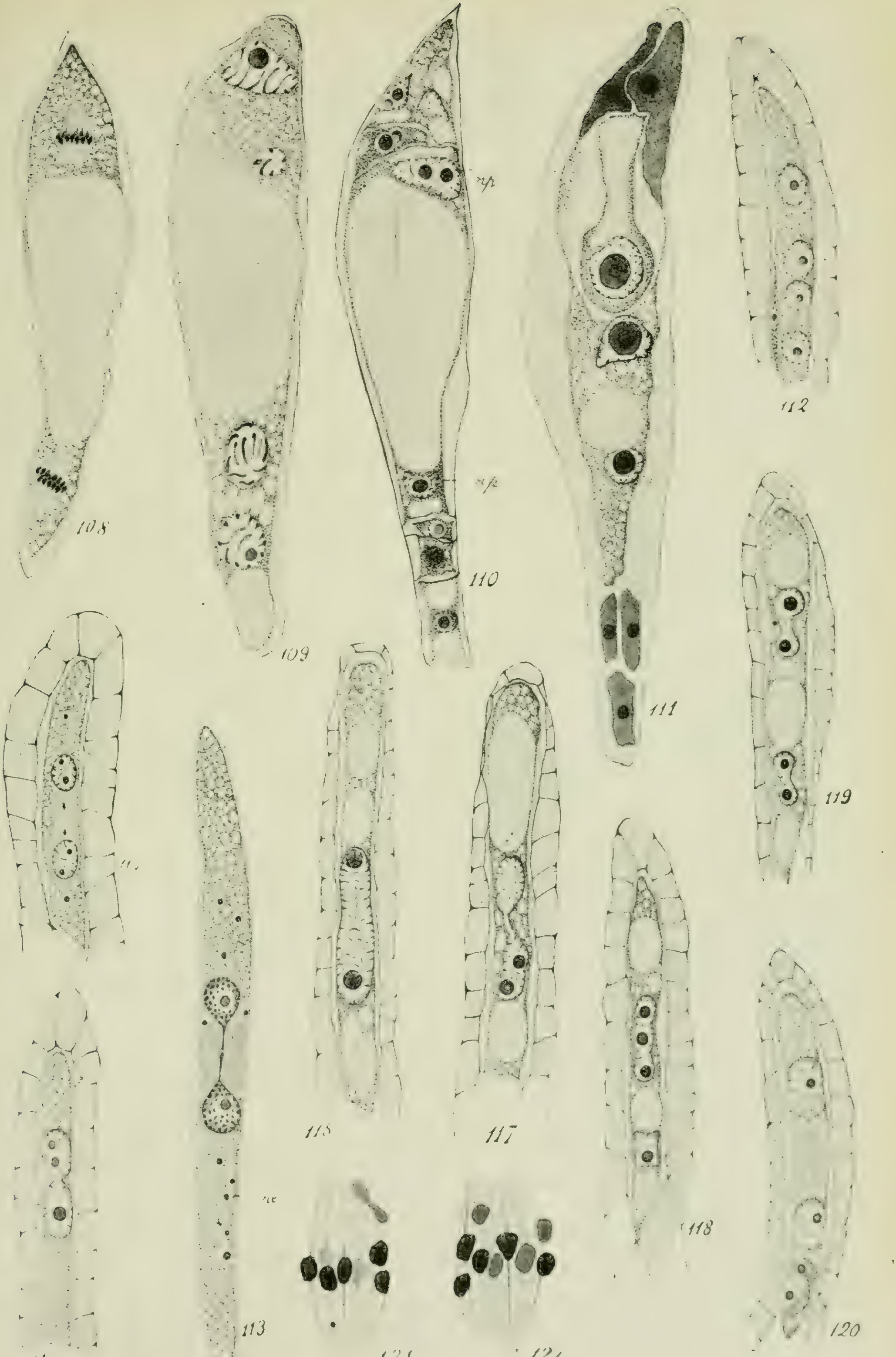


E. CARANO *dis.*

(Fotoincisioni Sansaini)

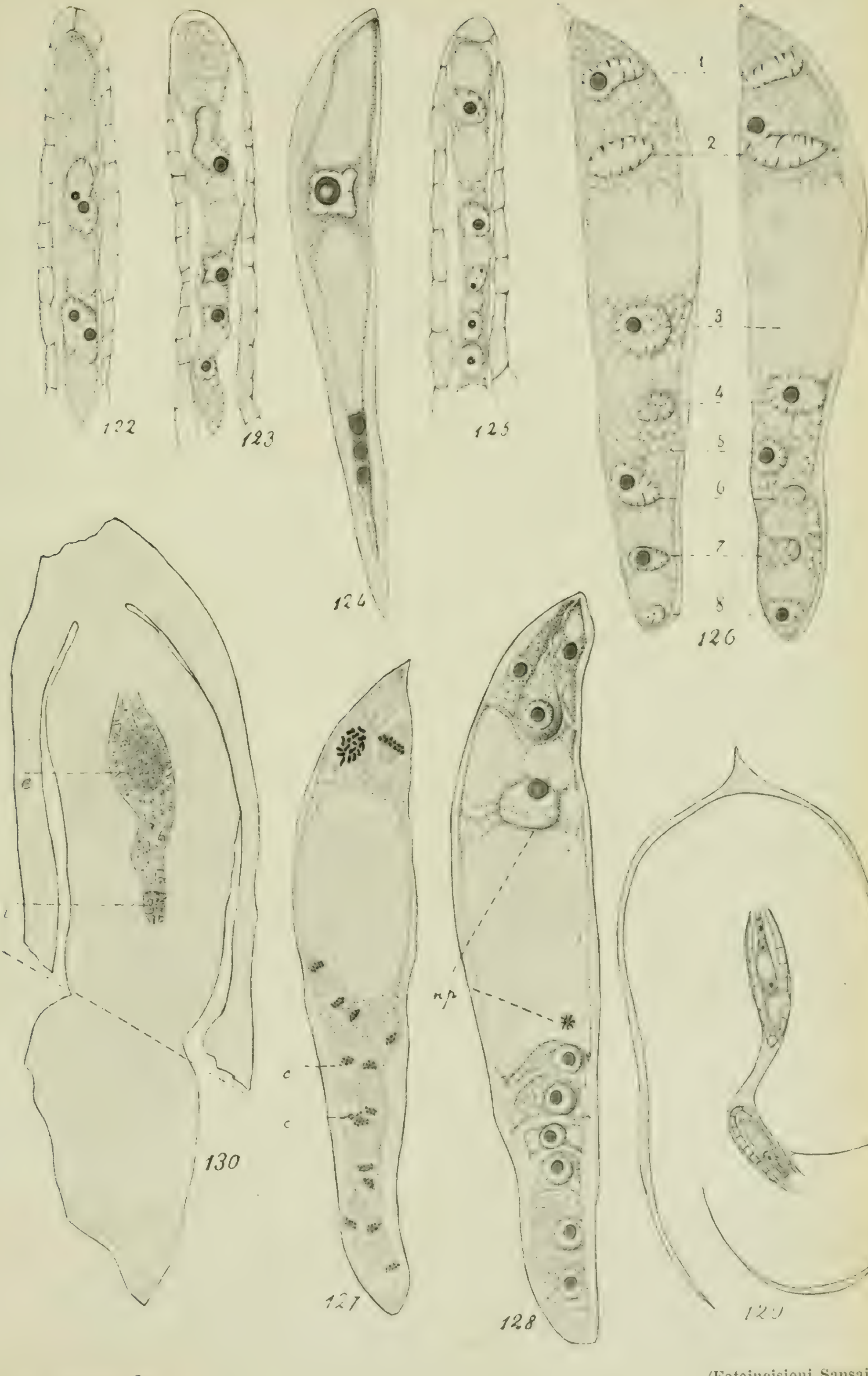


E. CARANO *dis.* (Fotoincisioni Sansaini)



E. CARANO *dis.*

(Fotoincisioni Sansaini)



E. CARANO *dis.*

(Fotoincisioni Sansaini)

VOL. XV [pubblicato il 28 febbraio 1922] FASC. 4°

ANNALI DI BOTANICA

PUBBLICATI

DAL

PROF. ROMUALDO PIROTTA

Direttore del R. Istituto e del R. Orto Botanico di Roma

Prezzo del presente fascicolo: L. 45.

INDICE

ROMA

TIPOGRAFIA DEL SENATO

DI GIOVANNI BARDI

1922

Gli **Annali di Botanica** si pubblicano a fascicoli, in tempi non determinati e con numero di fogli e tavole non determinati. Il prezzo sarà indicato numero per numero. Agli autori saranno dati gratuitamente 25 esemplari di estratti. Si potrà tuttavia chiederne un numero maggiore, pagando le sole spese di carta, tiratura, legatura, ecc.

Gli autori sono **responsabili** della forma e del contenuto dei loro lavori.

N.B. — Per qualunque notizia, informazione, schiarimento, rivolgersi al prof. R. PIROTTA, R. Istituto Botanico, Via Milano, 41. — ROMA.

VOL. XV (pubblicato il 28 febbraio 1922) FASC. 4°

Variazione brusca in *Nicotiana sylvestris* Spegazzini

di ROBERTO SAVELLI

Questa variazione è comparsa in specie introdotta in Europa recentemente: scoperta in Argentina da Spegazzini, inviatine i semi in Italia, vi fiorì per la prima volta nell'Agosto 1897. Collocata dal Comes nella Sectio *Petunioides* Don. (1), deve rimanervi, sebbene Splendore (2) trovi nel polline, nei semi, nel portamento generale, qualche somiglianza con *Tabacum* e specialmente col gruppo *Brasiliensis*.

Punto di partenza delle mie osservazioni fu una pianta, nata verso la fine del 1916, che, mantenuta in serra, iniziò la fioritura nel Giugno 1917: presentava in modo assolutamente tipico tutte le caratteristiche della specie, anche le più minute, acutamente osservate e fedelmente ritratte da Anastasia (3). Pur non prevedendo il particolare interesse della sua discendenza, ne osservai tutti i fiori per una congiuntura particolare: occorrendomi, per esperienze, gran quantità del polline di *N. sylvestris* e disponendo di quest'unico esemplare, ne coglievo i fiori via via che le antere maturavano; uno solo, accuratamente autofecondato provvide alla riproduzione. Nessuno dei moltissimi fiori ottenuti presentò anomalie di qualsiasi genere; neppure l'accenno di pistillodia staminale che Anastasia (4) vi dice frequentissimo. Alla fine d'estate la pianta, non servendo più, venne distrutta. Della provenienza del seme da cui nacque, delle generazioni antecedenti, nulla conosco.

(1) COMES, *Monographie du genre Nicotiana*. Naples, 1899, pp. 34-35 con figura.

(2) A. SPLENDORE, *Sinopsi descrittiva e iconografia dei semi del genere Nicotiana*. pp. 16-19 e p. 153; e *Un nuovo elemento diagnostico delle Nicotianae*. B. Tec. Colt. Tab. 1904 f. 1°, p. 6-Scafati.

(3) ANASTASIA, *Nicotiana sylvestris*. B. Tec. Colt. Tab. 1903 f. 5°, p. 25-Scafati e *Araldica Nicotianae*, Scafati, 1914, tav. 26-27 e L.

(4) ANASTASIA, *Araldica Nicotianae*. p. 86 e tav. L. h.

Dal seme raccolto, si allevarono nel 1918 sessantadue individui. Trenta, in piena terra, assunsero grande sviluppo, furono lasciati fiorire e fruttificare liberamente, non presentarono anomalie per tutta la buona stagione, ai primi freddi qualcuno dette poco appariscenti proliferazioni fiorali floripare, che mi risultano comunissime in *Nicotiana*, specialmente sotto la combinata influenza del freddo e dello stato di vecchiaia, come altrove ho mostrato (1). Le altre piante, mantenute in serra in cassettoni di legno, assunsero più modesto sviluppo e trentuno di esse dettero fiori, fino alla fine, completamente normali. Ma una pianta, della quale potevan notarsi esteriormente soltanto le dimensioni anche più ridotte delle altre, portava tutti i fiori (del resto in piccol numero e in parte malandati per guasti dovuti agl' insetti) presentanti un tipo di anomalia singolarissimo e sorprendentemente uniforme, da me già sommariamente descritto in una memoria sulla pistillodia ovulare (2). Le moltissime migliaia di fiori ugualmente costituiti, avuti a disposizione nei successivi anni 1919, 20 e 21 mi permettono di caratterizzare meglio, morfologicamente, questa variazione teratologica di cui intanto accennerò i tratti essenziali.

L' anomalia è quasi tutta concentrata nel gineceo, non più costituito di due carpelli, ma d'una successione di verticilli carpellari dimeri, alterni, disposti sul prolungamento dell' asse fiorale sviluppantesi al disopra dell'androceo, costituente tra esso ed il primo verticillo carpellare, tra questo ed i successivi, una serie d'internodi o carpofori di lunghezze decrescenti. Il gineceo, completamente sterile, ha perduto il nettario, i singoli verticilli mostrano i carpelli concresciuti solo per un breve tratto della parte ovarica; gli ovuli non sono già inseriti su espansioni placentari marginali, bensì sulla pagina superiore dei carpelli stessi ed in buona parte han subìto una curiosa metamorfosi: inverditi ed allungati in corpi nastriformi, cilindrici ecc., con apice generalmente papilloso, spesso portanti degli ovuli: in una parola, sono divenuti carpelli; e si possono seguire i varî stadî di questa trasformazione. Gli ovuli di second'ordine, da loro portati, generalmente normali, possono subire a lor volta analoga metamorfosi, avendosi così nel gineceo carpelli e ramificazioni carpellari di più ordini. L'allungamento dell'asse fiorale con produzione di verticilli successivi (sia pur carpellari), rientrando nella categoria delle

(1) R. Savelli, *Virescenze e proliferazioni in Nicotiana Tabacum* L. e *Nicotiana sylvestris* Speg. - B. Tec. Colt. Tab. 1920, f. 3°, pp. 247-262 - Scafati.

(2) R. Savelli, *Contribuzione allo studio della pistillodia ovulare.* « Annali di Botanica », vol. XV, fasc. 1°, pp. 13-15 e 26-27 estratto e figg. 24-25, tav. I.

proliferazioni, la quasi totale disgiunzione delle foglie carpellari, l'inverdimento d'una parte degli ovuli, sono segni d'un principio di virescenza, cioè d'una persistenza o d'una estensione di attitudini vegetative a detrimento di quelle genetiche: il carattere più curioso e saliente dell'anomalia, cioè la pistillodia degli ovuli, si collega strettamente a questo stato di cose, come ho mostrato nel mio precedente lavoro sull'argomento (1). Per i suoi caratteri complessivi l'anomalia potrebbe rientrare nel gruppo delle *oolisi*.

La pianta anomala fu isolata e posta in migliori condizioni di nutrizione; poi, credendo che questa variazione così singolare raramente si sarebbe ripetuta, essendo sterili i fiori fin qui ottenuti e giudicando che la pianta, lasciata a sè, pochi altri avrebbe potuto produrne, volli assicurarne la riproduzione vegetativa interrando le gemme ascellari in via di sviluppo dopo aver tagliato l'infiorescenza apicale. Per tal modo alla fine del 1918 il nostro individuo già si era potuto scindere in sei piante; tutte furono poste in ottime condizioni di nutrizione e due di esse, avendo già raggiunto dimensioni ragguardevoli, al principio del 1919 furono ancora moltiplicate vegetativamente fino ad avere, in complesso, dodici piante di assai diverso sviluppo: frammenti dell'individuo anomalo tutti apprestantisi ad una nuova fioritura.

Nelle altre numerosissime anomalie, osservate in *Nicotiana*, ho sempre visto la più larga gradazione di frequenza e d' intensità, per cui gl'individui anomali si collegano ai normali, mostrando tutto il complesso quell'ampia oscillazione caratteristica appunto delle ordinarie manifestazioni teratologiche. In particolare le anomalie fiorali, comuni in *N. rustica* e in *N. Tabacum*, appaiono generalmente in una frazione molto variabile e talora minima dei fiori d' una data pianta, interessando per es. l' uno per cento degli stami , il venti per cento delle corolle ecc., spesso con molta varietà e promiscuità di tipi. Questa anomalia invece colpiva tutti i fiori della pianta e tutti in modo uguale; ma essendo il numero dei fiori prodotti molto ristretto, ritenevo probabile che la generalità ed uniformità dell'anomalia fossero soltanto apparenti ed interessavami, frazionando l'individuo e mantenendolo in serra durante la cattiva stagione, assicurare nel suo secondo anno di vita una abbondante fioritura, sperando ottenerne anche fiori normali e seme per lo studio della potenza ereditaria.

Classiche esperienze, come quelle del De-Vries sul papavero policefalo, sulle fasciazioni ecc., han posto in luce l'influenza della

(1) Loc. cit. pp. 27-29.

nutrizione sulla produzione delle anomalie: nel tabacco, che ha una fioritura assai lunga, non è neanche difficile abbracciare durante un'azione sperimentale d'una certa durata, il « periodo di sensibilità » di molti abbozzi fiorali rispetto alla anomalia che in essi si prepara: volli dunque approfittare di queste dodici piante (per la loro origine da un sol seme ben confrontabili fra loro) per sottoporle, appena possibile, a condizioni diverse: una fu coltivata in terriccio assai ricco di humus, altra in sabbia quasi sterile e poco innaffiata; due in terra comune: una all'ombra e non concimata, l'altra in pieno sole e largamente nutrita; due furono coltivate in terra rossa del vicino Monte Malbe, molto argillosa e quasi priva di carbonato di calcio. Di più, sempre nell'attesa di fiori normali, e conoscendo da ricerche precedenti la natura della pistillodia ovulare interpretabile come il concretarsi morfologico di una diminuzione delle attitudini genetiche, di un affievolimento o di un differimento dei processi fisiologici preparanti la riproduzione sessuale, volli tentare una eccitazione dei medesimi cercando di realizzare quei cambiamenti quantitativi delle condizioni esterne generalmente ritenuti favorevoli al loro esplicarsi. Così tre di queste piante, tenute dapprima in serra e quindi a temperatura piuttosto elevata, in buone condizioni di luce, in ambiente umido, molto abbondantemente innaffiate e largamente concimate con sali minerali, in complesso lautamente nutrite, furono piantate in piena terra e ridotte in condizioni di diminuita temperatura, aumentata intensità luminosa, diminuita umidità dell'aria, furono innaffiate poco e fu procurata specialmente una relativa deficienza di nutrizione azotata, somministrando però abbondante fosfato di magnesio e di potassio, sembrando che il relativo aumento di questa parte della nutrizione minerale, specialmente per quanto riguarda il fosforo, favorisca la differenziazione degli organi fiorali, la quale, del resto, è cosa diversa dallo sviluppo del frutto e può richiedere condizioni diverse da quelle favorevoli allo svolgersi completo di tutta la fase riproduttiva.

Avrò in seguito occasione di far notare che le piante anomale danno fiori in numero molto maggiore delle normali, anche quando cominciano a fiorire contemporaneamente. Le nostre dodici piante avendo in massima parte l'apparato radicale ben formato ed essendo bene sviluppate sin dall'anno precedente, cominciarono a fiorire assai presto in confronto di quelle provenienti da seme; se ne ottenne qualche migliaio di fiori ma neppure uno normale o che in qualche modo accennasse a normalizzarsi.

A suo tempo, era stato raccolto il seme di una delle trenta piante poste in piena terra (sorelle di quella anomala) autofecondata rigorosamente, come è mia consuetudine per evitare il pericolo d' inquinamento delle specie che tengo in coltura, in causa di incroci accidentali : da questo seme furono allevate nell'anno 1919 ottantaquattro piante tutte coltivate in piena terra e costituenti la terza generazione (compreso il capostipite); assunsero tutte grande sviluppo e fra esse, in Agosto, quando fiorirono, si ebbe la sorpresa di trovarne ben diciannove presentanti l'identica anomalia della pianta dell'anno precedente. Orbene, queste come le altre numerosissime nate nel successivo 1920 e nel 21, presentarono sempre riguardo all'anomalia il medesimo comportamento: le reiterate riproduzioni vegetative fatte per svelare i caratteri nascosti nel maggior numero possibile di gemme, le fioriture forzatamente prolungate in serra durante l' inverno, la coltivazione condotta in modo che la pianta si comportasse come biennale, le condizioni esterne variate nei modi accennati, lo sfrondamento, i disturbi apportati con traumi violenti nel primo e nel secondo anno di vita delle piante, ed altre azioni provate per tentarne la stabilità, non mi hanno mai condotto a risvegliare in piante anomale caratteri in qualsiasi modo degressivi, nè a svegliare in piante normali il carattere anomalo in questione. *Nelle piante anomale, i fiori sono anomali tutti assolutamente;* nelle piante normali i fiori, quando si osservino a migliaia, potranno presentare qualche estremamente rara sinantia, qualche ancor più raro accenno di adesmia corollina, oltre le volgari proliferazioni autunnali già menzionate, ma la complessa anomalia che ci occupa, mai assolutamente. La separazione fra i due tipi, esteriormente, è nettissima; dovremo bene riconoscere in seguito il loro nesso genetico, e la breve esposizione di questi fatti, del resto, già ci permette di affermare che il capostipite normale delle mie colture, come anche la pianta casualmente destinata alla riproduzione nel 1918, dovevano contenere, in qualche modo latente, il carattere anomalo; ma, per quel che riguarda le manifestazioni somatiche, l'anomalia e la normalità, nel caso speciale, non interferiscono mai.

Io non dubito che seguendo opportunamente le tracce delle celebri esperienze del Klebs non si possa riuscire a normalizzare questa forma così come si può riuscire a deviare le forme normali; ma ho la convinzione che i suoi speciali caratteri vi sieno molto profondamente radicati e che il particolare equilibrio nuovo formatosi non debba opporre alle forze tendenti a scuoterlo resistenza minore di qualcuno dei consueti equilibri normali.

La nessuna influenza della quantità di nutrizione sulla comparsa dell'anomalia permette di osservare che lo scarso sviluppo della prima pianta pistillodica scoperta nel 1918 deve ritenersi un fatto accidentale, per nulla collegato alla variazione che c' interessa e dovuto alle cattive condizioni in cui vegetava : in poco spazio, con molte altre piante. In queste condizioni basta che una pianta, pure avendo, per se stessa, normale attitudine di sviluppo, nasca per es. un po' più tardi, anche soltanto perchè il seme si trovi immerso un po' più profondamente nel suolo, per trovarsi in una situazione che diviene sempre più sfavorevole: le piante nate prima prendono il sopravvento aduggiando sempre più quella rimasta indietro. Che la nostra pianta non avesse nessuna tendenza interna verso il nanismo è provato dal fatto che gl'individui derivati dal suo frazionamento, posti in buone condizioni di nutrizione, assunsero dimensioni notevoli. Lo stato di vigoria della pianta o il suo deperimento, derivante da condizioni esterne o da ragioni di età, ha una influenza quantitativa notevole sullo sviluppo delle parti fiorali di *Nicotiana sylvestris* tanto nella forma normale quanto in quella che oramai chiameremo senz'altro la sua *varietà pistillodica.*

Della quale (prima di procedere nell'esposizione delle ricerche colturali) credo opportuno compiere una più minuta analisi morfologica, interessante anche dal punto di vista genetico, come quella che tende a stabilire i limiti entro cui la variazione si muove e che permetterà di riconoscere, in prosecuzione di tempo, la sua stabilità ovvero la sua tendenza ad ulteriore evoluzione.

* * *

Il gineceo normale in un giovanissimo boccio è rappresentato da un piccolo cercine con due orli rilevati che successivamente tendono a ravvicinarsi: quando ha raggiunto mm. 0,27 di altezza (1) ha già forma tronco-conica e i carpelli, disgiunti verso l'alto per circa due quinti della loro lunghezza, lasciano all'apice una larga apertura beante. Nel gineceo di mezzo millimetro (2) la disgiunzione apicale dei carpelli è di circa mm. 0,21-0,23 e al disotto di essa comincia a manifestarsi una lievissima strozzatura, accenno della formazione dello stilo e della conseguente separazione tra la regione stimmatica e quella ovarica del gineceo: i margini carpellari, la cui parte non congiunta interessa esclusivamente la regione

(1) In boccio di mm. 1,5 $\times$ 0,75 di diametro.

(2) In boccio alto circa mm. 2,7.

stimmatica, sono ormai completamente a contatto e la fenditura apicale non è più largamente beante: osservasi assai marcata in questo momento la differente altezza dei due carpelli in rapporto con la zigomorfia del fiore di *Nicotiana*. Successivamente la parte stilare si manifesta sempre meglio finchè nel gineceo alto due millimetri (1) è chiaramente indicata da un tratto di circa mm. 0,35: la disgiunzione apicale dei carpelli è venuta a costituire la fenditura dello stimma ormai chiaramente rappresentato da un rigonfiamento di circa mm. 0,35 di altezza per 0,50 di massima larghezza. Internamente lo sviluppo mostra una successione di forme ricordanti l' origine teorica della struttura del gineceo per ripiegamento dei margini carpellari: si può invero seguire il formarsi verso l'interno di quattro sporgenze marginali, il porsi a contatto di questi margini che determina la formazione di due logge, l'ulteriore loro ripiegamento secondo una direzione perpendicolare al piano di sutura dei carpelli, l'espandersi successivo dei margini stessi in una formazione placentare che conserva in ciascuna loggia una leggera bilobatura (segno dell' origine dai due margini d'una stessa foglia) che poi scompare, la placenta assumendo grande sviluppo e, in ciascuna loggia, l'aspetto di una massa unica.

Soltanto nei ginecei che si approssimano ai 4 mm. di lunghezza, di cui circa 2 spettanti all'ovario (2), possiamo scorgere l'inizio dello sviluppo degli ovuli sotto forma di mammelloncini quasi emisferici di circa mm. 0,02-0,025 di altezza. In ginecei di 7-11 mm. (3), approfittando anche della non completa simultaneità di sviluppo di questi mammelloncini, si può seguirne per un certo tratto l'evoluzione: essi tendono ad allungarsi, a farsi conici, poi l'apice s'incurva leggermente da un lato e nel contempo si accenna un rigonfiamento che dapprima conferisce all'abbozzo una forma tendente all'ovale, poi, mentre l'apice si piega più decisamente da un lato, tal rigonfiamento si fa sempre più evidente, immediatamente sotto questo apice, e si accentua specialmente dal lato convesso della curva ormai chiaramente formantesi: tale è l'inizio del tegumento, e a tal punto l'ovulo misura generalmente mm. 0.070-0.085 di altezza. In ginecei approssimantisi ai 13 mm. (4) gli ovuli mostrano chiarissimo il tegumento invol-

(1) In boccio di mm. 7.

(2) In bocci di mm. 9-10.

(3) In bocci di mm. 13-16 la cui corolla uguaglia o supera di poco il calice.

(4) Quali trovansi in bocci di mm. 19-20, ove il gineceo è lungo ormai quanto il calice, superato a sua volta dalla corolla di circa mm. 5.

vente solo parzialmente l'apice del corpo ovulare, cioè la nocella, il cui vertice accenna già a volgersi in basso, come è appunto richiesto per il formarsi di un ovulo anatropo. Gli ulteriori cambiamenti poco ormai c'interessano: lo sviluppo del tegumento prende il sopravvento specialmente nella parte superiore, ora vòlta verso il basso ed avvolgente la nocella, anch'essa ormai completamente riversa; l'ovulo misura ora mm. 0,100 d'altezza per 0,075-0,080 di massima larghezza. Da questo momento lo stilo cresce rapidissimamente per raggiungere all'antesi dai 72 agli 85 mm., mentre l'ovario sta intorno ai 6-7 mm. di altezza per 4 di massima larghezza: e all'antesi l'ovulo normale di *Nicotiana sylvestris* è anatropo, misura intorno ai mm. 0,19-0,24 di altezza per 0,11-0,16 di massima larghezza. Il tegumento vi ha uno spessore fortissimo; a seconda degli ovuli che si osservano è più o meno accennata la tendenza al concrescimento basale fra tegumento e nocella propria di molte gamopetale. Il canale micropilare conducente alla nocella (nella quale si è formato e rapidamente accresciuto un sacco embrionale grande ed ovale) è lungo mm. 0,07-0,09. Il fascio in via di differenziazione non raggiunge mai la calaza ma si arresta generalmente dopo aver percorso i due terzi del funicolo (fig. 1-12).



Figg. 1-12. — Sviluppo dell'ovulo normale di *N. sylvestris*.
Le figure 8 e 10-12 rappresentano sezioni, schematicamente (ingr. circa 100 volte).

Lo sviluppo dei ginecei anomali non è nei suoi primi inizi molto diverso; ma si rende ben presto evidente l'esistenza di più verticilli carpellari sovrapposti e, ad un certo momento, si possono scorgere rappresentate esattamente, nella serie dei verticilli succedentisi, le fasi di sviluppo già attraversate dai carpelli del verticillo più esterno. In questi carpelli esterni, osservati in un gineceo di mm. 0,70-0,90 di altezza, si scorge già evidente il fatto

che la disgiunzione apicale delle foglie carpellari tende ad assumere un'estensione anormale occupando persino mm. 0,40, e nei ginecei di mm. 1-1,3 si vede chiaramente com'essa, estendendosi per mm. 0,70-0,75, vada già oltre la regione stilare (che del resto tarda anormalmente a formarsi) interessando buon tratto della regione ovarica. Nelle fasi precedenti, i margini dei carpelli semiliberi, discosti all'inizio e poi accostantisi come nel normale, tornano ora a discostarsi di nuovo perchè divaricati dalla pressione dei carpelli interni che si avviano ad analogo svolgimento. Lo sviluppo della parte stilare è più o meno ridotto: così in bocci di 20 mm. il gineceo misura soli 8 mm. e mezzo, mentre nel normale, in tal momento, già si superano i 12 mm. di altezza; in parziale compenso il carpoforo, che poteva osservarsi appena evidente in bocci di 12-15 mm. di altezza, qui si approssima al millimetro.

Nel gineceo anomalo adulto, all'antesi, le dimensioni dei membri dei verticilli carpellari succedentisi vanno più o meno rapidamente decrescendo verso l'alto. La porzione d'asse fiorale che li porta e che rimane al disopra dell'androceo, ha una lunghezza aggirantesi generalmente intorno ai 9 mm. e risulta ripartita in una serie d'internodi che, con Bonnier e Friedel (1), preferisco di chiamare carpofori. Nella tabella a pp. 234-235 che porta riassunte alcune caratteristiche dei ginecei anomali adulti, sono appunto indicate, fra l'altro, le lunghezze, anch'esse decrescenti, dei carpofori succedentisi; ma, in media, la loro somma si mantiene al disotto degli indicati 9 mm. perchè nella misura dei singoli carpofori non si è, naturalmente, tenuto conto della porzione d'asse occupata dall'inserzione dei carpelli, che accennano alla loro base a concrescere un poco con l'asse medesimo. Sono pure indicate le altezze dei verticilli: i due membri che li compongono non essendo mai uguali fra loro, s' intende che è stata registrata l'altezza del carpello maggiore. Vedesi in parecchi casi che il gineceo complesso, anzichè terminare con un verticillo dimero, porta alla sua sommità un carpello impari.

Ma l'aspetto esteriore del gineceo è prevalentemente determinato dal primo verticillo i cui carpelli sono, per forma e posizione, meglio paragonabili a quelli del gineceo normale ed in cui, a tal confronto, è notevole l'accorciamento subìto dalla parte stilare: sebbene una distinzione tra questa e la parte ovarica non sia più molto agevole, si può attribuire a quest'ultima circa 6 mm. di al-

(1) Gaston Bonnier et Jean Friedel, *Sur les entre-nœuds de la fleur.* « Rev. gén. de bot. », 1916, Paris, t. XXVIII, pp. 159-184

tezza, quasi come nel normale, di cui è assai più gracile, non sempre raggiungendo all'antesi i 3 mm. di massima larghezza, la quale si trova verso l'alto, conferendo all'ovario una forma ad imbuto, solo raramente panciuta.

Sarebbe stato più espressivo il paragone fra l'altezza del gineceo anomalo e quella del gineceo normale, ma difficoltà pratiche nell'eseguire le misure mi fecero preferire di paragonare l'altezza delle parti fiorali che rimangono al disopra del terzo verticillo (androceo) nel fiore normale ed anomalo, ciò che attenua le differenze, perchè nel primo caso questa misura coincide con quella del gineceo, nel secondo comprende anche il primo carpoforo; le misure furono prese su 1064 fiori normali e su altrettanti anomali, còlti con le dovute norme e cresciuti in buone condizioni di nutrizione: nè, per lo scopo mio, questo numero può ritenersi troppo piccolo, trattandosi non di fare una ricerca biometrica a sè stante; ma soltanto di rilevare meglio, con tal mezzo, differenze già a prima vista molto appariscenti.

Ecco la distribuzione dei casi, per lunghezze varianti di millimetro in millimetro, nei fiori normali:

Classi	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92
Frequenze	4	5	7	11	18	34	74	167	228	254	169	67	20	5	1

le lunghezze variano da un minimo di mm. 78 a un massimo di mm. 92 con massima frequenza su 87; la media è di 82,2.

Per i fiori anomali si ha:

Classi	21	25	27	31	32	35	36	37	38	39	40	41	42	43
Frequenze	1	1	1	1	1	2	2	3	4	5	17	9	11	21

Classi	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
Frequenze	29	30	34	31	40	50	58	66	55	69	56	66	45	49	44	34

Classi	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	76
Frequenze	36	31	28	23	24	22	16	13	9	8	9	5	2	1	1	1

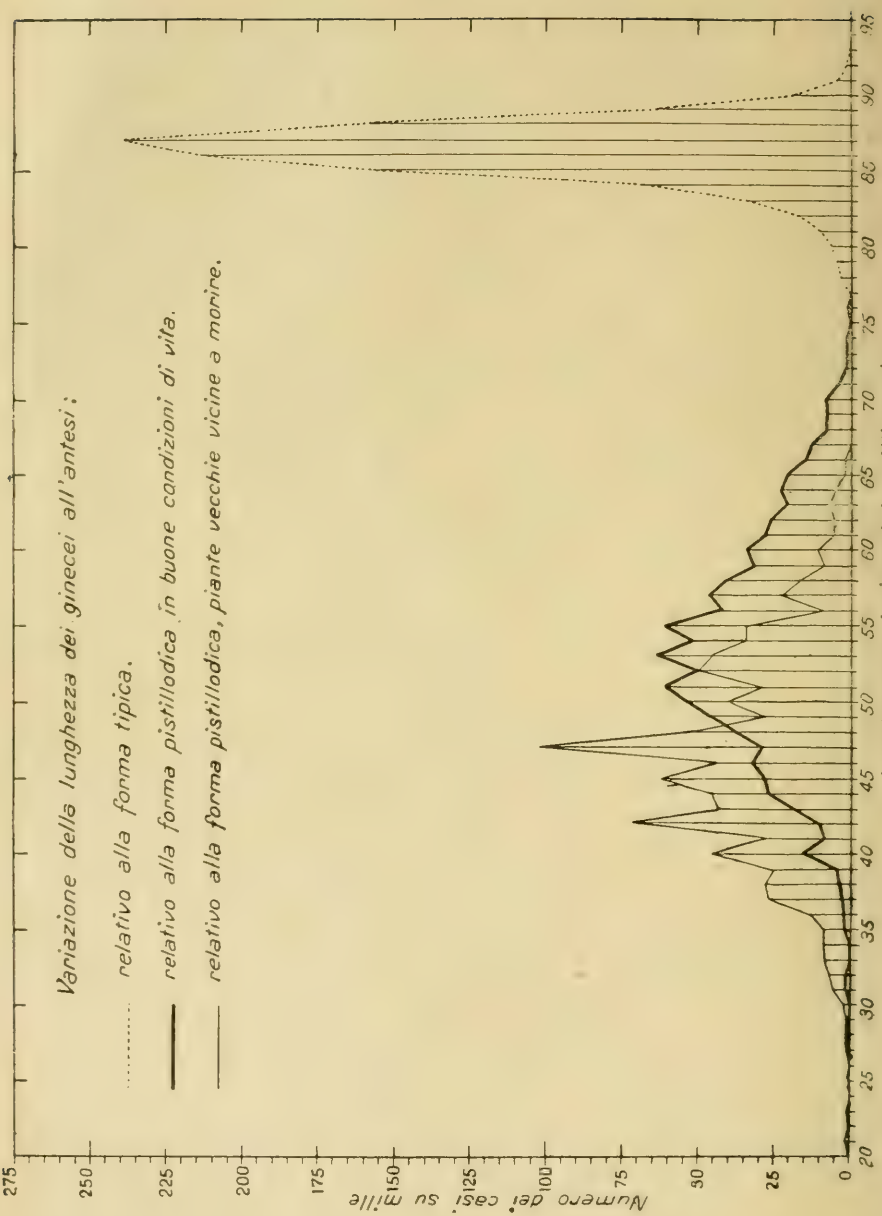
da cui si vede che, per questo carattere, la variabilità degli organi anomali si muove entro limiti amplissimi, da un minimo di mm. 21 a un massimo di mm. 76 con massima frequenza su 53; media di 53,7.

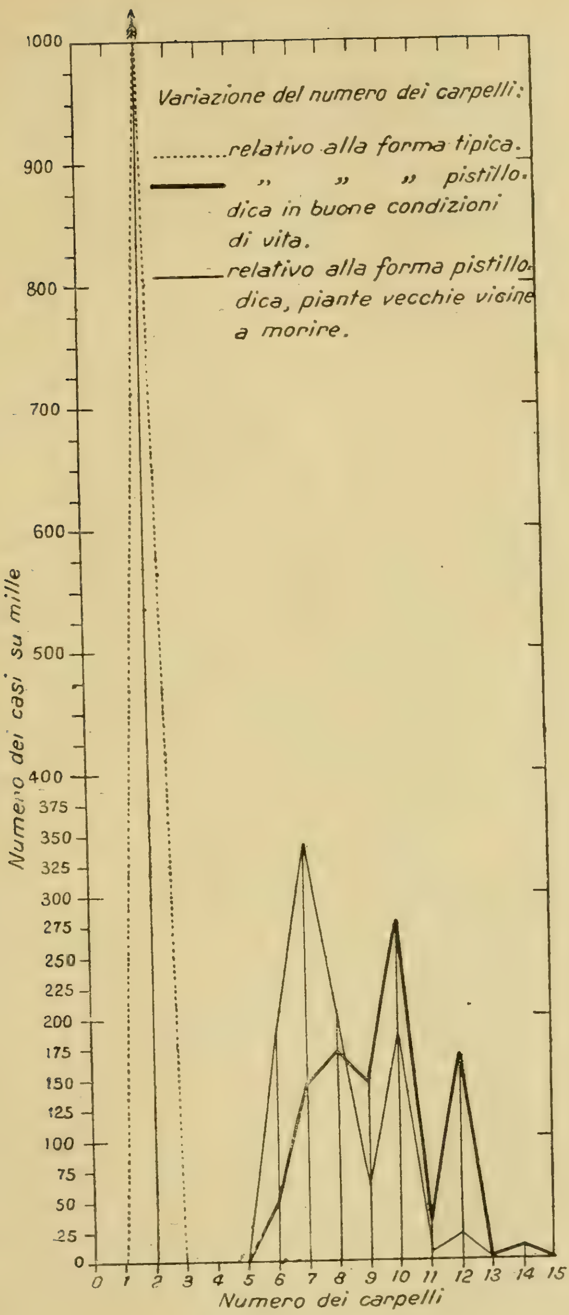
I poligoni empirici di frequenza, costruiti con questi dati, non si sovrappongono, cioè, se si fossero misurati promiscuamente gli organi anomali e quelli normali, non si sarebbe ottenuta una sola

curca a due apici, ma le medesime due curve ottenute misurandoli separatamente, tanta è la differenza che li distingue. Il diverso aspetto delle due curve deriva dalla grande ampiezza di variabilità degli organi anomali i quali, distribuendosi in numero assai grande di classi poco popolate, fanno anche sì che la curva ad essi relativa sia meno regolare di quella concernente gli organi normali perchè il numero dei casi esaminati diventa scarso, a questo scopo, in considerazione della loro grande variabilità e della conseguente dispersione dei valori. Perciò non si può accordare nessun significato ai vertici secondari visibili in questa curva: quasi certamente essi si sarebbero attenuati o sarebbero scomparsi ove si fosse considerato un numero maggiore di casi. Nei limiti delle osservazioni fatte l'indice di variabilità di queste lunghezze (1) è per le piante normali = 1,95 e per quelle anomale = 7,38.

L' aumento del numero dei carpelli, caratteristico di questi ginecei, dipendendo da ripetizione di verticilli, non ha nulla a che fare colla variazione meristica, così comune nella teratologia vegetale, e dipendente dall'aumento dei membri del verticillo; e tuttavia sarà interessante notare che *Nicotiana sylvestris* tipica non tende a moltiplicare i suoi carpelli neanche per questa facile via. Per quanto ne abbia studiati migliaia di fiori, non ho visto nelle piante normali nessun caso di polimeria carpellare; a differenza per es. di *N. rustica* ove mi risultano relativamente comuni i ginecei trimeri, non estremamente rari i tetrameri, rarissimi i pentameri (per altro dipendenti forse da anomalia più complessa), la variazione essendo perciò rappresentata da una mezza curva di Galton con vertice 2, come avviene anche in *N. Tabacum*, sebbene qui le polimerie sien più rare; mentre in *N. quadrivalvis,* che ha normalmente 4 carpelli, le variazioni in più o in meno sono frequenti. La singolare fedeltà di *N. sylvestris* normale a questo carattere, permette di considerare il numero dei carpelli, anche indipendentemente dalla loro origine, come uno dei più adatti a confrontarla con la sua varietà pistillodica. Il numero dei carpelli nei fiori di piante normali essendo sempre di 2, il fatto di questa costanza viene espresso nel diagramma dalla elevazione di una sola alta ordinata in corrispondenza del 2: la freccia terminale vuole

(1) Calcolato con la consueta formola $\sqrt{\frac{\Sigma . (x^2 f)}{n}}$, ove x indica gli scostamenti delle singole varianti dalla media; f, le frequenze; n, il numero dei casi osservati, ossia la somma delle frequenze.


Variazione della lunghezza dei ginecei all'antesi:
relativo alla forma tipica.
relativo alla forma pistillodica in buone condizioni di vita.
relativo alla forma pistillodica, piante vecchie vicine a morire.
Lunghezza dei ginecei in millimetri
Numero dei casi su mille
20 25 30 35 40 45 50 55 60 65 70 75 80 85 90 95
0 25 50 75 100 125 150 175 200 225 250 275


Variazione del numero dei carpelli:
..........relativo alla forma tipica.
„ „ „ pistillodica in buone condizioni di vita.
relativo alla forma pistillodica, piante vecchie vicine a morire.
Numero dei casi su mille
1000
900
800
700
600
500
400
375
350
325
300
275
250
225
200
175
150
125
100
75
50
25
0
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15
Numero dei carpelli

indicare che, se questa linea ha nel diagramma una lunghezza determinata dal numero dei ginecei presivi in considerazione, equivalente a quella degli anomali, le molte altre migliaia che ne ho esaminati, mi autorizzerebbero quasi a considerarla come prolungabile in modo praticamente indefinito. Il poligono empirico di frequenza relativo alla variazione del numero dei carpelli dei ginecei anomali è costruito sui risultati seguenti ottenuti dai 1064 ginecei anomali già considerati in precedenza per altra determinazione.

VARIANTI	6	7	8	9	10	11	12	13	14
FREQUENZE	47	153	183	162	295	33	180	2	9

dai quali risulta che finora non è mai stata osservata la sovrapposizione di verticilli in numero minore di 3 nè in numero maggiore di 7, la massima frequenza cadendo sulla sovrapposizione di 5 verticilli. Si hanno anche dei vertici secondari in questo poligono: le mode segnate cadono su numeri pari, cioè su multipli di due, appunto in conseguenza del fatto che i verticilli carpellari sono dimeri e che la ripetizione di verticilli completi è la norma, mentre la presenza di un carpello impari, alla sommità del gineceo complesso, è evenienza meno frequente. Se l'estrema difficoltà di questa ricerca biometrica (che fu condotta con grande accuratezza su organi anche assai piccoli come sono i carpelli degli ultimi verticilli) non avesse impedito, oltre che di portarla su maggior numero di casi, di completarla con una più fine ricerca morfologica, si sarebbero visti salire ancora di più i vertici corrispondenti ai numeri pari, perchè talvolta l'apparente carpello impari alla sommità del gineceo complesso equivale effettivamente alla fusione di due carpelli in seguito ad una più o meno profonda loro saldatura marginale. Ma nel caso di 7 carpelli che non si conforma a quanto si è detto poichè si verifica con maggior frequenza del 6, e non segna perciò una valle fra il 6 e l'8, non saprei dire quale importanza potrebbe avere l'osservazione precedente: solo rileverò che spesso quando esistono soltanto 7 carpelli, l'ultimo si dispone, non in posizione alterna, ma quasi corrispondente ad uno di quelli del verticillo precedente, come spesso avviene appunto nel caso di sinfillie accompagnate dalla rotazione di 45°-90° delle lamine fogliari saldantisi. Per di più il settimo carpello, come si vedrà, assume spesso sull'asse la posizione di foglia terminale. La presenza di un vertice sull'8 che,

oltre essere numero pari, è numero della serie di Fibonacci, non ha, per me, nessun valore speciale. La serie di Fibonacci, quando veramente ha significato nel reggere l'andamento della variazione, lo ha naturalmente soltanto in quanto è l'espressione d'un particolare stato di equilibrio morfologico avente base sulla architettura del fiore o dell'organo considerato, ciò che non è nel nostro caso, come lo dimostra anche la bassa frequenza dei ginecei a 13 carpelli, il 13 essendo pure numero della serie di Fibonacci. Del resto, anche nel caso dei fiori metaschematici di *Digitalis purpurea* trovati da Gallardo, questi, dopo aver rilevato, nella curva rappresentante la variazione degli stami, alcuni vertici coincidenti approssimativamente con numeri della serie di Fibonacci, si domanda poi se, tutto considerato, non si tratti invece di una parziale coincidenza con la serie dei multipli di 4, numero normale degli stami di *Digitalis;* e ciò, secondo me, è molto probabile (1). Il numero medio dei carpelli dei ginecei anomali è, sulla base dei dati precedenti 9,3, ove i decimali hanno valore d'astrazione, importante soltanto per determinare l'indice di variabilità di questo carattere, che nei limiti delle osservazioni fatte è per le piante normali, naturalmente, 0; e per quelle anomale è 1,79.

Dunque l'altezza delle parti fiorali emergenti al disopra del piano d'inserzione dell'androceo, ed il numero dei carpelli al momento dell'antesi, sono i due caratteri presi da me in considerazione per il confronto tra i ginecei anomali e quelli normali. Il grado di raccorciamento, nel primo caso, l'aumento di numero nel secondo, segnano, per ciascuno dei due caratteri, l'intensità dell' anomalia e si potrebbe supporre che tra i due fatti vi fosse perciò una certa correlazione positiva, cioè che il fiore maggiormente anomalo per l'un carattere, lo fosse anche per l'altro. Costruendo la tabella di correlazione, che qui sarebbe inutile riprodurre, ho visto invece che la variabilità piuttosto ristretta del numero dei carpelli, combinandosi con quella molto più ampia delle lunghezze del gineceo e carpoforo, dà luogo alle associazioni di valori più diverse: così la categoria a 10 carpelli comprende organi la cui lunghezza varia da 27 a 65 mm., pur trovandosi organi di 27 mm. con solo 6 carpelli e organi di 65 mm. con un numero di carpelli da 7 a 14. Se, tuttavia, un accenno di correlazione, sia pur molto elastica, volesse trovarsi considerando

(1) A. Gallardo, *Notes morphologiques et statistiques sur quelques anomalies héréditaires de la Digitale* (Digitalis purpurea). «Revue gén. de Bot.», Paris, t. XIII, 15 avril 1901, n. 148, p. 174.

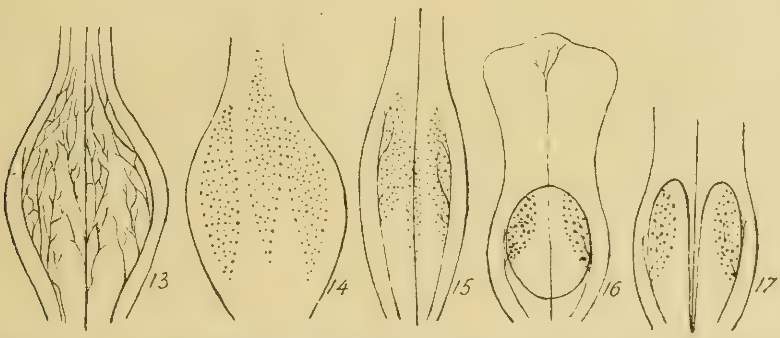
l'orientazione generale della massa dei valori espressa dalle loro medie, questa correlazione si svolgerebbe proprio al contrario del prevedibile, cioè nel senso che i ginecei più lunghi (dico ginecei prescindendo dal primo carpoforo la cui lunghezza è quasi costante: dai 2 ai 3 mm.) sono generalmente quelli a più carpelli, come se il maggiore sviluppo in dimensioni ed il maggiore sviluppo numerico dipendessero da una medesima causa, per es. l'intensità di nutrizione, che agisse attenuando l'anomalia per l'un carattere, aumentandola per l'altro.

La successione di questa serie di verticilli carpellari porta a formare, starei per dire, quasi una specie di strobilo; ma i carpelli, sebbene per le loro scissure pongano a contatto gli ovuli con l'ambiente esterno non possono dirsi gimnospermi se non nel puro senso etimologico della parola, perchè provvisti di apice stimmatico, mentre per la gimnospermia (1) l'assenza di stimma è più essenziale della nudità degli ovuli. Durante lo sviluppo di questi ginecei, neppure l'accenno di una tendenza dei margini carpellari a piegarsi verso l'interno per la formazione di logge. Nei loro carpelli entrano, generalmente ben distinte fin dalla base, la nervatura mediana e le due marginali decorrenti a breve distanza (mm. 0,15-0,20 nei carpelli del primo verticillo) dalla linea di sutura e dai margini liberi della parte superiore. Mentre nel normale le marginali sono notevolmente distanziate dalla mediana, in grazia appunto dello sviluppo della ripiegatura dei carpelli, ed inviano diramazioni soltanto alla placenta, qui mandano invece i loro rami verso la nervatura mediana cui si trovano ravvicinate. Gli ovuli compaiono tutti sulla pagina superiore della foglia carpellare e non si ha più placentazione marginale. Il loro luogo d'inserzione, essendo regolato dall'estensione delle nervature e dalla diffusione delle loro ramificazioni, è limitato a certe zone preferite, sebbene la massa degli ovuli pistillodici venga spesso, col suo sviluppo, a coprire tutta la foglia carpellare ed a sporgere oltre i suoi margini. Le figg. 13-14 indicano schematicamente la nervazione e le zone ovulifere della parte ovarica dei carpelli appartenenti al primo verticillo, rappresentati liberi, cioè tagliati lungo le linee di sutura e sviluppati su di un piano.

I carpelli del primo verticillo, oltre essere i più lunghi, sono anche quelli ove è più marcata la distinzione tra la parte stilare e la parte ovarica, notevolmente espansa. In essi, generalmente,

(1) Considerata, ben s'intende, soltanto dal punto di vista grossolanamente morfologico della costituzione del gineceo, che qui ci interessa; lasciando stare la sua natura ed i fenomeni intimi del sacco embrionale!

le nervature marginali accompagnano tutto il margine della parte ovarica e la sorpassano anche un poco; la nervatura mediana, d'ordinario, dà solo tenui ramificazioni, principalmente verso i due terzi superiori della parte ovarica, poi corre diritta per tutta la parte stilare fin verso lo stimma; solo raramente le sue ramificazioni si sviluppano di più, fino a confondersi con quelle delle marginali. Trovandosi gli ovuli in corrispondenza delle nervature del lembo, si vede assai chiaramente il passaggio delle tenui ramificazioni vascolari dal carpello agli ovuli che ne dipendono e talora da questi agli ovuli di second'ordine: la placentazione ricorda dunque quella *diffusa* di *Butomus, Akebia* ecc. ove appunto i margini non si rigonfiano e gli ovuli sorgono sulla pagina superiore della foglia fin presso alla nervatura mediana, disponendosi a reticolo come le nervature da cui dipendono, per cui si disse



Figg. 13-17. — Schemi mostranti la distribuzione delle nervature e delle zone ovulifere nei carpelli della forma pistillodica (ingr. circa 5 volte).

anche *reticolato* questo sistema di placentazione. E ricorda pure la placentazione mediana di qualche Melastomacea (*Kibessia*), di qualche Aizoacea, ecc. ove gli ovuli sorgono in corrispondenza della nervatura mediana. In questi casi l'ovulo non è più una ramificazione marginale del carpello, ma prende l'aspetto d'una sua emergenza. In conseguenza, nei carpelli del 1° verticillo si hanno 3 aree ovulifere: 2 laterali, che si mantengono sempre un poco al di dentro dei margini, più sviluppate verso l'alto, e una generalmente più stretta, centrale, che in rari casi si allarga molto, ed eccezionalmente può anche confluire con le due laterali, la pagina superiore divenendo allora quasi interamente ovulifera. Gli ovuli maggiormente pistillodici (che sono appunto fra quelli sorgenti sui carpelli del 1° verticillo), s' inseriscono in diretta corrispondenza delle marginali, altri simili, ma meno sviluppati, sorgono in corrispondenza della mediana e delle più forti dirama-

zioni. Noi vediamo dunque che la tendenza alla riproduzione, non estinta, ma solo diminuita, concretantesi nella produzione degli ovuli, ha dovuto adattarsi alle nuove condizioni morfologiche (determinate essenzialmente dal prolungamento dell'asse fiorale) che precludevano la via consueta. La reazione alle nuove condizioni, nella quale consiste ogni adattamento, qui si manifesta con l'insorgere di un carattere nuovo per le Solanacee, pochissimo diffuso nel regno vegetale ed in famiglie parecchio lontane da questa, quale è quello della placentazione diffusa, legato a sua volta ad una nuova distribuzione delle ramificazioni vascolari del carpello. Se poi per placenta s'ha da intendere, piuttostochè un semplice luogo d'inserzione degli ovuli, un tessuto particolarmente adattatovi, noi vediamo che le placente, assai sviluppate in *Nicotiana* normale, tumide e carnose, cariche di riserve, com'è d'ordinario nel caso di frutti a molti ovuli, qui più non esistono neanche nel breve tratto dove i margini carpellari sono rimasti saldati e dove s'inseriscono i più lunghi ovuli pistillodici. Nei verticilli più alti la forma del carpello si modifica e tende ad avvicinarsi ad un nastro uniforme. Nel secondo verticillo la parte ovarica è poco più larga della parte stilare: quivi la ramificazione delle nervature marginali si riduce e le nervature stesse non oltrepassano l'allargamento ovarico, la mediana sale allo stimma, generalmente senza ramificarsi per via, le zone ovulifere sono frequentemente ridotte a due, laterali, situate verso l'alto della parte ovarica e un po' meno vicine ai margini fogliari che non nei carpelli del primo verticillo (fig. 15). Gli ovuli pistillodici sono in numero assai minore; solo di rado se ne sviluppano in immediata corrispondenza della nervatura mediana. Già nei carpelli del secondo verticillo e più marcatamente in quelli del terzo è spesso evidente nella parte ovarica un incavo, talora quasi circolare, a scodella, iscritto tra le nervature marginali, oppure a due nicchie; a seconda che in corrispondenza della nervatura mediana si formi o no un rilievo divisorio (fig. 16-17). Quando esistono questi incavi, è sempre entro di essi che sono situate le zone ovulifere. Spesso già nel terzo verticillo, quasi sempre nei superiori, il carpello, pur restringendosi un poco verso il basso della parte stilare, per poi riallargarsi in quella ovarica, mostra la maggior larghezza allo stimma; e la nervatura mediana, non ramificatasi prima, accenna a ramificarsi appunto verso lo stimma (fig. 16). Le marginali sono brevi e tenui, poco ramificate, le zone ovulifere sono due, talora assai piccole e allontanate. Solo in via eccezionale ho trovato

qualche ultimo carpello impari, terminante il gineceo, ben differenziato e ovulato, che non aveva vere nervature marginali, cioè distinte dalla mediana, ma la mediana stessa dava due rami i quali, sorgendo molto in basso, non confondevano fra loro le zone di dipendenza ovulate, segnate dalle loro ulteriori ramificazioni.

Mentre i carpelli dei verticilli superiori tendono a liberarsi quasi completamente, quelli del primo verticillo sono congiunti in basso per circa 3 mm., cioè per la metà inferiore della parte ovarica, disgiunti per tutto il resto, salvo all'apice ove le parti stimmatiche, espanse a spatola, aderiscono alquanto tra loro mediante il tessuto conduttore che le tappezza sulle facce interne combacianti e si prolunga per tutta la superficie interna (pagina superiore) dei nastri stilari formando una striscia conduttrice della loro medesima forma e cioè larga circa 1 mm. per la massima parte del loro decorso, allargantesi ancora un poco verso il basso ove i nastri stilari si raccordano con la parte ovarica, più espansa, delle foglie carpellari. Il tessuto conduttore, verde e di struttura normale, si arresta appunto là dove comincia l'espansione ovarica delle foglie carpellari, tappezzata verso l'alto dagli ovuli meno anomali, non inverditi. Le espansioni stimmatiche apicali del primo verticillo secernono effettivamente un umore viscoso (1), e malgrado che i rapporti tra androceo e gineceo, per il raccorciamento di quest' ultimo, sieno molto alterati, ho quasi sempre trovato gli stimmi anomali carichi di polline, certo per opera d' insetti che vanno sui fiori della forma anomala probabilmente solo per abitudine o attrattivi dal profumo, essendo ivi soppresso il nettario. Mi risulta che i fiori di *Nicotiana* sono frequentati spesso da insetti che divorano parti del gineceo (stimma, ovuli) oppure le antere, operando una specie di castrazione, ma questi insetti, in tal caso, non sembra possano considerarsi come pronubi, sia pure accidentali. Comunque siavi portato, il polline germina su questo tessuto conduttore, ma i tubi emessi che ho potuto osservarvi sono brevi e somiglianti a quelli che si ottengono in colture artificiali, nelle quali, com'è noto, essi non raggiungono mai la lunghezza dello stilo del fiore in esperienza; nè mai ho visto nulla che possa far supporre la fecondazione malgrado che parecchi ovuli di questi ginecei, sieno, come vedremo, almeno apparentemente normali e alcuni contengano bene sviluppato il gametofito femmineo. La

(1) L'asserzione in contrario che trovasi a p. 26 del mio precedente lavoro è erronea ed imputabile alla scarsezza e cattivo stato del materiale osservato.

limitazione dell'accrescimento del tubo pollinico, nei nostri ginecei, probabilmente dipende dal largo contatto con l'ambiente esterno delle strisce di tessuto conduttore e dei tubetti pollinici stessi. Il medesimo motivo probabilmente impedirebbe lo sviluppo degli ovuli anche se la fecondazione avvenisse; è difatti noto, per esempio per le ricerche di Lubimenko, che la separazione dell'ovulo dall'atmosfera esteriore, cioè la limitazione, da parte del pericarpo, di uno spazio determinante intorno all'ovulo una atmosfera chiusa, è condizione necessaria per lo sviluppo dell'embrione nelle angiosperme, sebbene sieno ancora sconosciuti i fattori determinanti questa necessità (1). È da notarsi che la larga comunicazione delle superfici ovulate con l'ambiente esterno non determina tuttavia, nel nostro caso, quell'essiccamento degli ovuli che in altre piante si è notato, sia nel caso che la detta comunicazione fosse ottenuta sperimentalmente in ginecei normali, sia nel caso di alcune pistillodie degli stami le quali portano pure alla formazione di ovuli su superfici scoperte (2). Nel caso della nostra *Nicotiana* deve ritenersi che le superfici degli ovuli non visibilmente trasformati abbiano adattato la loro traspirazione in armonia con le condizioni di relativa secchezza dell'atmosfera libera. La cascola che subiscono in breve tempo questi fiori anomali, al pari di quelli normali la cui fecondazione venga impedita, deve apparire come una conseguenza della inettitudine fisiologica di questi ginecei: qualora si riuscisse a fecondare i loro ovuli normali ed a permetterne lo sviluppo, si verificherebbero assai probabilmente quelle azioni interne necessarie e sufficienti per la persistenza del fiore sulla pianta in rapporto stretto con essa e con l'attivo trasporto di sostanze nutritizie agli embrioni formantisi ai quali appunto è devoluta la parte attiva e promotrice dei processi fisiologici che si dovrebbero compiere in questo periodo nel quale, secondo il Lubimenko, la pianta madre non funziona più, dal punto di vista della fruttificazione, se non come una sorgente di sostanze plastiche. Oltre il fatto della secrezione di umore vischioso sugli stimmi, anche la cascola verificantesi in questi fiori dimostra, secondo me, che la tendenza alla virescenza di questi ginecei non è così spinta da escludere la possibilità di un loro fun-

(1) W. Lubimenko, *Influence de la lumière sur le développement des fruits et des graines chez les végétaux supérieurs.* « Revue gén. de Bot. », Paris, t. XXII, n. 256, 15 avril 1910.

(2) Carano E., *Sulla struttura di stami anomali di Papaver Rhoeas.* « Ann. Botan. », Roma vol. IX, n. 4, 1911.

zionamento sessuale: le mie osservazioni in molte Nicoziane mi rendono edotto che quando questa possibilità è del tutto perduta, uno dei segni che manifesta tale stato di cose è appunto la mancanza di cascola per cui il fiore, da questo punto di vista, tende a comportarsi come un germoglio vegetativo. Tutto ciò mi fa credere non debba essere impossibile, quando i progressi delle cognizioni fisiologiche lo permetteranno, di riuscire alla produzione di qualche seme germinabile da parte di questi ginecei, ciò che sarebbe di grande importanza, come vedremo, per la valutazione genetica di questa variazione: la via a questo risultato è stata accennata ben cinquant'anni fa dal Van Tieghem con le sue classiche « ricerche fisiologiche sulla vegetazione libera del polline e sulla fecondazione diretta delle piante ».

Tale è la mia convinzione; tuttavia debbo ricordare la vecchia opinione del Godron secondo cui i fiori a proliferazione mediana sono sempre sterili e, per quel che riguarda la pistillodia ovulare, noterò che, anche esclusi i casi accompagnati da scissione del gineceo, oppure da forte virescenza, come avviene in *N. rustica;* resta quello di *Begonia* studiato dal Vuillemin ove « i fiori presentanti in qualsiasi grado tale anomalia sono sterili alla impollinazione artificiale malgrado l'esistenza di ovuli almeno apparentemente normali ». E nei casi di *Carica Papaya* e di *Capsicum* studiati rispettivamente dal Bernard e dal Mottareale (1) non è chiaro se i pochi semi apparentemente normali trovati nel frutto primario sieno veramente tali, non dicendo gli autori di averli fatti germinare.

Gli ovuli portati da questi carpelli anomali maturi, andando dunque da quelli, almeno in apparenza, normali a quelli più pistillodici, comprendono un gruppo di forme diversissime. Anche semplicemente considerando le lunghezze, essi variano entro limiti amplissimi, dal minimo di un ovulo normale all' antesi che è di millimetri 0,19, al massimo dei carpelloidi derivanti dalla sua metamorfosi che è, per quanto ho visto finora, di mm. 17, variando cioè all' incirca come da 1 a 90 per la lunghezza e talvolta come da 1 a 400 considerando i volumi. Ma è chiaro che un ovulo pistillodico non ha ormai più nessuna somiglianza con un ovulo normale e noi dobbiamo forzatamente scindere in categorie, sia pure alquanto artificiose, il gruppo di questi organi.

(1) Per la bibliografia sull' argomento della pistillodia ovulare rimando al mio precedente lavoro, inserito nel primo fascicolo di questo volume medesimo.

Porremo tra gli ovuli normali (limitandoci sempre alla considezione delle loro qualità morfologiche) anche quelli un po' deformati, ma le cui deformazioni si trovano anche nei ginecei normali, sebbene con molto minore frequenza, e non sembrano ancora essere in particolar modo orientate verso l'anomalia principale che c'interessa. Fra gli ovuli intermedi porremo quelli che, pure avendo struttura ovulare o conservandone chiare vestigia, mostrano orientazione verso la pistillodia senza raggiungerla (es.: ovuli ortotropi, con prolungamenti e appendici nella regione micropilare, ecc.). Nella categoria degli ovuli pistillodici distingueremo quelli che possiedono soltanto il carattere accessorio e secondario del carpello, dato dalla presenza d'una superficie stimmatica papillosa, anche se ridotta e fisiologicamente inetta, da quelli che manifestano il carattere sostanziale del carpello dato dalla produzione di ovuli; e fra questi, quelli in cui gli ovuli di secondo ordine subiscono a lor volta trasformazioni dirette nel senso della pistillodia. Infine una esigua categoria di organi è data da quelli profondamente trasformati, non ricordanti affatto l'ovulo, ma non pistillodici: grosse lamine carnose, corpi tortuosi o a spatola, verdi: qui non solo è andato perduto ogni accenno di struttura ovulare; ma anche ogni ricordo di attitudini genetiche: il carpello, ramificandosi, ha dato un organo puramente vegetativo: perciò, giusta i criteri esposti nel mio precedente lavoro, li considero come i casi estremi della metamorfosi, come prodotti di una regressione ancor più spinta di quella conducente all'ovulo pistillodico, e, pur non avendo chiara rassomiglianza con delle foglioline, li considero come ovuli fillodici comparabili a quelli da me trovati in *Datura Stramonium* in analoghi casi. In grazia del recente indirizzo statistico preso dallo studio delle anomalie è stata moltissime volte notata la rarità dei casi intermedi che non era del resto sfuggita neanche ai teratologi descrittori: principalmente gli studi del De-Vries han messo in luce questo fatto, rilevato, tra i primi, anche dallo Jost nelle sue ricerche su *Linaria* (1): ciò si verifica sotto diverse forme per le più diverse variazioni brusche ed è stato visto per es. anche dal Trotter per quel che riguarda la comparsa di nuove simmetrie fiorali in *Galanthus* (2).

(1) JOST L., *Ueber Bluten-Anomalien bei Linaria spuria.* « Biologisches Centralblatt », XIX, n. 5-6, 1899. Rec. in « Rev. Gén. de Bot. », Paris, t. XVII, p. 546 e t. XVII, p. 189.

(2) TROTTER A., *Galanthus nivalis L.* e *G. major Red.* « Ann. Botan. », Roma, vol. XIII, fasc. 2, p. 219.

Anche nei nostri ovuli la maggior frequenza cade su casi quasi normali o su casi in cui l'anomalia è già molto spinta, i casi di passaggio, quelli la cui struttura illumina veramente sull'origine e sul processo dell'anomalia stessa, cioè quelli che abbiam posto nella seconda categoria, rimanendo assai rari: ecco difatti in un gruppo di 6164 ovuli, raccolti specialmente dai carpelli del primo verticillo e sottoposti a pazientissimo studio, la distribuzione dei casi secondo la precedente distinzione:

Ovuli normali	3.914
Formazioni intermedie	175
» pistillodiche semplicemente papillose	1.265
» » ovulate	745
» » portanti ovuli pistillodici	14
» fillodiche	51

Negli ovuli in via di trasformazione uno dei caratteri più generali è la tendenza all'ortotropia: essa deve considerarsi come un principio di semplificazione dell'ovulo e si manifesta in molti casi analoghi. Io l'ho trovata in alcuni degli ovuli di *N. rustica* in via di trasformazione in corpi pistillodici; tanto io che Berkley (1) abbiamo osservato una perfetta ortotropia degli ovuli di garofano nella condizione iniziale dello sviluppo della stessa anomalia; anche negli ovuli di *Carica Papaya* il Bernard (2), descrivendone la pistillodia, nota l'assenza della curva dell'ovulo normalmente anatropo, e Vuillemin (3) per i ginecei di *Begonia* ad ovuli pistillodici e petalodici osserva pure l'ortotropia nei primi stadi della metamorfosi. Uscendo poi dal campo delle pistillodie ovulari, si potrebbero citare moltissimi casi in cui gli ovuli divengono anormalmente ortotropi, essendo questo il segno d'una incipiente metamorfosi: mi limito a ricordare in proposito le mie osservazioni personali su *Hyacinthus orientale*. Il medesimo fatto si manifesta pure negli ovuli nascenti in via abnorme da organi normalmente devoluti ad altro scopo: così nella pistillodia degli stami di *Nicotiana affinis* Costerus (4) nota l'ortotropia degli ovuli

(1) Berkley, « Gardners Chronicles » 28th. September 1850, p. 612.

(2) Bernard Ch., *Sur une anomalie des fruits de Carica Papaya.* « Ann.-Jard. Bot. Buitenzorg », XXII, 1908, 2ª serie, vol. VII, pp. 56-68, tav. 5-6.

(3) P. Vuillemin, *Transformation des ovules de « Begonia » en carpelles et en petales.* Paris, « Bull. Soc. Bot. », t. 42, 1895, pp. 143-150.

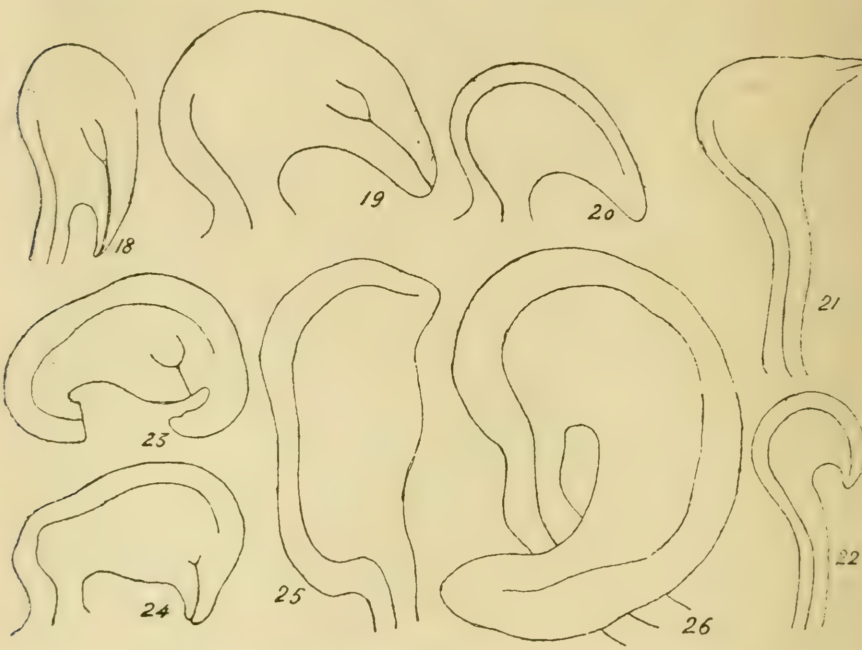
(4) Costerus J. C., *Pistillody of the Stamens in Nicotiana.* « Rec. travaux bot. Néerl. », IV, 1907, pp. 221-230, t. 7.

che ne provengono ed io stesso ho osservato molti ovuli ben costituiti, ma ortotropi, in mezzo ad altri normali, nascenti da stami pistillodici di *N. rustica*. Ma l'osservazione forse più interessante in proposito è quella che ho potuto fare esaminando, per altro scopo, molte migliaia di ovuli normali e perfettamente funzionanti di *N. rustica*: ne ho trovati alcuni pochissimi ben costituiti e fisiologicamente normali; ma perfettamente ortotropi. Ciò dimostra che le condizioni provocanti l'anomalia nei ginecei ad ovuli pistillodici, hanno a questo riguardo soltanto esaltato una tendenza che può, sebbene rarissimamente, esplicarsi anche in condizioni di perfetta funzionalità del gineceo normale; che, in altri termini, questa tendenza alla semplificazione morfologica degli ovuli anatropi non è necessariamente connessa alle modificazioni della virescenza o d'altre metamorfosi, alla perdita delle facoltà genetiche. Questi ovuli, per essere ortotropi ed unitegumentati, realizzano una condizione assai rara nel regno vegetale, non propria degli ovuli di *Solanacee*, ma che potrebbe trovare corrispondenza, per esempio, in ovuli di *Piperacee*. L'allungamento del funicolo è, negli ovuli di *N. sylvestris* in via di trasformazione, raro e poco notevole, ma gli ovuli in cui si verifica fanno rientrare anche questo caso nella consuetudine generale, poichè anche questa modificazione mi risulta comune negli ovuli in via di metamorfosi e dirò solo di averla osservata insieme coll'ortotropia nei ricordati ovuli di *Hyacinthus* orientale, mentre per quel che più propriamente riguarda la pistillodia degli ovuli, oltre ad essere stata osservata da me per *Datura Stramonium* e *Nicotiana rustica*, è citata dal Vuillemin per *Begonia* ed accompagna le singolari metamorfosi studiate dal Massalongo per *Rumex arifolius* (1) in cui, fra l'altro, un ovulo « portava un'appendice codiforme nella regione micropila, con papille che riproduce una lacinia stimmatica », ciò che fa credere che anche questo sia un caso di pistillodia ovulare da aggiungersi ai pochissimi descritti prima dei miei studi in proposito. Oltre a queste deviazioni si manifesta un maggior volume dell'ovulo in via di trasformazione rispetto al normale, una ipertrofia tanto più notevole, quanto più l'ovulo è, anche nella forma, modificato. Di più, mentre nell'ovulo normale all'antesi il fascio percorre circa due terzi del funicolo non raggiungendo mai la calaza, in questi ovuli in via di trasformazione esso si sviluppa maggiormente, va oltre il punto d'inserzione del funicolo sull'ingrossamento, prolun-

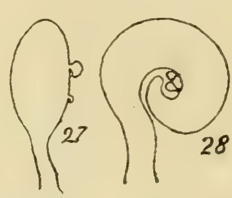
(1) Massalongo, *Mostruosità in Rumex arifolius*. « Nuovo giornale botanico italiano », Firenze, vol. XIII-3° pp. 229-234.

gandosi in esso, e ciò con un certo parallelismo, sebbene non rigoroso e incostante, con le altre modificazioni segnalate e specialmente con l'accennata tendenza alla ortotropia. La presenza e l'estensione dei fasci è in stretta dipendenza delle esigenze fisiologiche degli organi: la piccola massa dell'ovulo normale di *Nicotiana*, tutta raccolta per la sua forma anatropa accanto al funicolo non richiede un grande sviluppo del fascio; ma quando l'ovulo, anomalizzando, diviene ortotropo ed ipertrofico, la sua massa, accresciuta ed allontanata dal luogo d'inserzione sulla placenta, richiede che il fascio si sviluppi di più verso l'estremo distale, venendo anche in questo a corrispondere meglio con ovuli d'altre specie. Ed è notevole che in stadi più avanzati della trasformazione il maggiore sviluppo del fascio venga a compiersi attraverso la zona corrispondente al tegumento degli ovuli normali, cioè alla periferia, anche quando nella costituzione interna dei corpi anomali sia gradatamente venuta scomparendo la distinzione tra tegumento e nocella, via via esagerandosi quella tendenza al concrescimento fra queste due parti che è propria del normale di molte gamopetale; fino a condurre alla formazione di corpi massicci, omogenei, senza più traccia di sacco embrionale, i quali dunque designansi come ovuli ormai solo in via convenzionale e per la loro origine, che vien ricordata appunto dalla distinzione esteriore tra funicolo e ingrossamento e dalla posizione periferica assunta dal fascio in quest'ultimo, che nei corrispondenti ovuli normali è dovuta alla sua localizzazione nel tegumento. Ciò significa che l' ovulo in trasformazione si ricorda di una disposizione che pur non esistendo negli ovuli della sua specie (il cui tegumento non contiene fasci) è però propria dell'ovulo in generale, il quale non ammette fasci nella regione della nocella. In altri termini, quando la trasformazione è all'inizio, possiamo accorgerci di una certa tendenza dell'organo a scostarsi meno dalle sue caratteristiche tipiche e generali, che da quelle specifiche. Solo nei corpi più profondamente trasformati il fascio tende talvolta a divenire centrale lungo tutto il suo decorso. Le figure 18-26 mostrano nei loro diversi gradi di sviluppo alcuni di questi caratteri ed il loro vario associarsi. Il graduale ridursi della distinzione fra tegumento e nocella (in taluni casi ancora molto estesa, in altri ridotta alle immediate vicinanze del canale micropilare, che poi, a sua volta, si riduce esso stesso e scompare) si vede nelle sue varie fasi in ovuli di assai diversa conformazione: può essere molto spinta in ovuli esteriormente appena modificati; talora invece è soltanto accennata in ovuli già molto deformati.

Altra modificazione chiaramente diretta verso la pistillodia è il prolungamento della parte corrispondente alla regione micropilare, spesso formante una specie di becco frequentemente ricurvo: è un chiaro accenno della formazione di una parte che negli ovuli più profondamente modificati rappresenta lo stilo del carpelloide. Singolarmente interessante è il caso rappresentato dalla fig. 23



Figg. 18-26. — Tipi di ovuli in varia misura deformati; alcuni si avviano chiaramente verso la carpellodia (ingr. circa 90 volte).



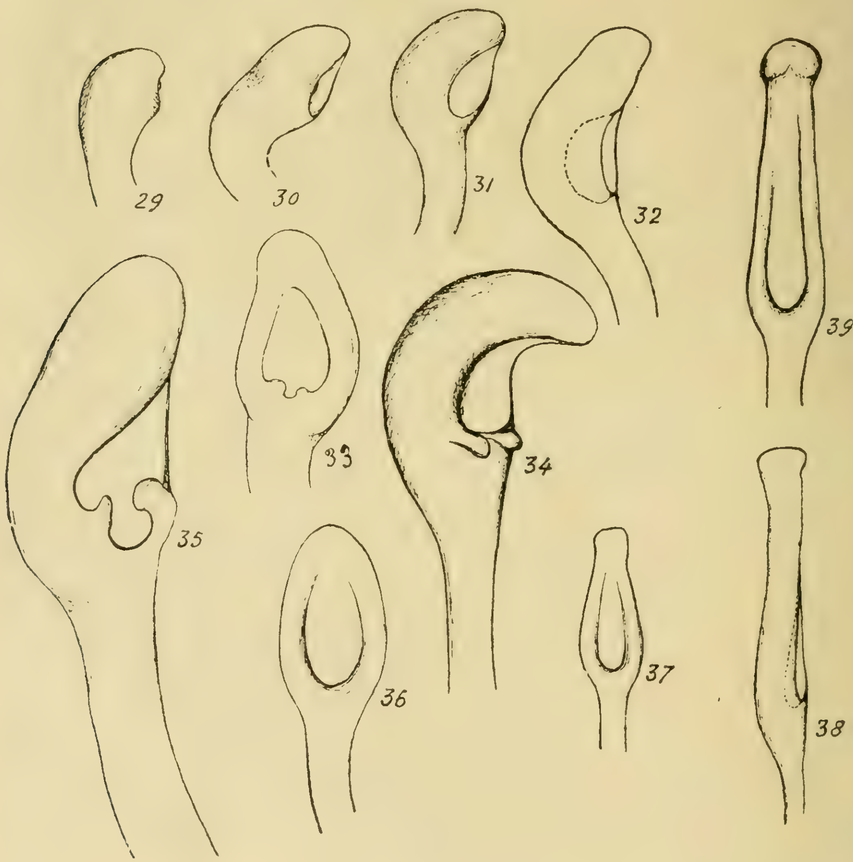
Figg. 27-28. — Piccoli ovuli pistillodici (ingr. circa 20 volte).

ove l'ovulo, pure essendo per certi riguardi poco modificato, mostra tuttavia questo prolungamento molto sviluppato sotto forma di una lunga appendice sulla parte superiore del tegumento. Caratteri chiaramente carpellari però non si manifestano se non quando, con la completa scomparsa di ogni distinzione fra tegumento e nocella, tutto il corpo è divenuto compatto e omogeneo: le figure 27 e 28 mostrano due di tali corpi molto simili a qualcuno di quelli pre-

cedentemente figurati, ma portanti ovuli alla superficie e perciò completamente pistillodici.

Ma contrariamente a quanto, basandomi su pochi casi di passaggio, avevo potuto descrivere nel mio primo lavoro sull' argomento, il maggior numero dei corpi pistillodici di *Nicotiana sylvestris* non deriva dall'accrescimento e trasformazione dell' intero ovulo in cui tegumento e nocella sien venuti a concrescere. In un grandissimo numero di casi invece la nocella deve ritenersi abortita ed il carpelloide deriva nella sua massima parte dal tegumento enormemente sviluppato e metamorfizzato in una formazione laminare, portata dal funicolo esageratamente accresciuto, e distinta in una espansione ovarica che si attenua in un prolungamento stilare terminante in una espansione stimmatica, similmente a quanto ho visto nel modo più chiaro e tipico in *Datura Stramonium*. Tale origine è pure quella dei carpelloidi di *Carica papaya* nei quali il Bernard vede « ovuli il cui tegumento anormalmente sviluppatosi è divenuto carnoso nello stesso tempo che il frutto lo diveniva » ; nella sua *Begonia* il Vuillemin ha trovato anche casi di passaggio costituiti da una espansione del tegumento esterno trasformato da un lato in una lamina arrotondata orlata da una frangia di papille; infine una simile derivazione è pure evidente negli ovuli pistillodici del garofano di Berkley, ove non sono sviluppati nè nocella nè tegumento interno e l'origine della massima parte del carpelloide va quindi riferita al tegumento esterno. Questi due modi di origine non sono i soli riscontrati in *Nicotiana sylvestris* per i cui ovuli pistillodici può riconoscersi la medesima complessità di derivazione da me già descritta in *Nicotiana rustica*. Lo studio di questa derivazione può farsi per due vie: o considerando i così detti casi di passaggio, cioè i corpi adulti, coetanei degli ovuli normali completamente evoluti, che più non si modificheranno, e ciononostante incompletamente metamorfosati; oppure seguendo nei loro diversi stadi di sviluppo i corpi a metamorfosi completa. La difficoltà risiede nel fatto che mentre osservando isolatamente i vari stadi di sviluppo degli organi normali si sa perfettamente ove tendono, cioè che cosa diverranno a sviluppo compiuto; osservando invece diversi abbozzi di ovuli pistillodici è difficile aver la previsione sicura della forma che avrebbero assunto definitivamente. Tuttavia ho potuto stabilire che molto spesso i corpi adulti incompletamente metamorfosati presentano forme identiche a quelle giovanili dei corpi completamente pistillodici: lo studio dello sviluppo e la comparazione concordano, ed i casi di passaggio rappresentano generalmente casi di arresto

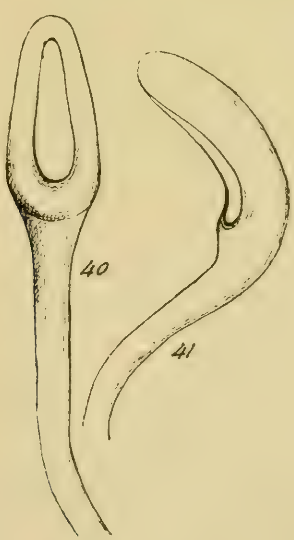
nell'evoluzione tipica. Nello sviluppo degli ovuli pistillodici vedesi anzitutto il notevole anticipo del loro primo apparire e la loro celerità di accrescimento; si ha perciò marcatissima la non contemporaneità di sviluppo di ovuli che pur nascono in uno stesso gineceo, svolgendosi in tempo normale quelli non metamorfosati, generalmente situati nella parte più alta della zona ovulifera, cioè



Figg. 29-39. — Stadî di sviluppo dell'ovulo pistillodico tipico.
(Le figg. 29-36 sono ingr. circa 100 volte; le figg. 37-39 circa 20 volte).

immediatamente sotto lo stilo. Già in bocci alti appena 5 mm. con ginecei di poco più di un millimetro i carpelli del primo verticillo portano abbozzi, taluni emisferici, altri conici; in ginecei prossimi a tre millimetri gli abbozzi accennano ad incurvarsi, per cui l'inizio dello sviluppo di questi organi non è molto diverso dal normale. Ma in seguito può anche verificarsi il fatto che il primo abbozzo conico non faccia che allungarsi: l'organo adulto si riduce

ad un filamento cilindrico, spesso nettamente pistillodico, perchè provvisto di capocchia stimmatica apicale. Sebbene rarissimamente, ne ho trovati di circa un centimetro di lunghezza con mm. 0.15 di diametro; è probabile che debbano ritenersi corrispondenti al solo funicolo trasformato. Nei giovani ginecei di 6-7 mm. (in bocci di 14-16) specialmente verso i margini delle foglie carpellari, si osservano frequentissime le forme della fig. 29 dapprima molto simili ad ovuli normali all'epoca dell'inizio di formazione del tegumento, ma in cui si nota l'estrema riduzione della parte apicale che dovrebbe dar la nocella, poi nello stadio figurato in 30 che potrebbe paragonarsi a un ascidio pochissimo profondo: l'apice del corpo ovulare rimane nascosto e perderà ogni rilievo nell'ulteriore sviluppo mentre il cercine laterale corrispondente al tegumento, avendo un accrescimento rapido e dissimetrico ben presto conduce alle forme delle figg. 31, 32 e 36 in cui l'orlo superiore essendo ormai sviluppatissimo in confronto dell'inferiore, si è perduta quasi completamente la forma scifiata o di ascidio per giungere a quella di cucchiaio che può appunto immaginarsi corrispondente a un ascidio con un lato enormemente accresciuto rispetto all'altro ridottissimo. Le figure 40 e 41 che si riferiscono a



Figg. 40-41. — Ovuli metamorfosati: forme adulte di transizione (ingr. 20 volte).

forme adulte incompletamente metamorfosate mostrano la loro analogia con le forme giovanili or ora illustrate. Le trasformazioni precedenti essendo rapidissime, è difficile osservarle; invece le

forme a cucchiaio hanno una evoluzione lenta che può facilmente seguirsi. In bocci di circa 2 cm. se ne possono osservare diversi stadî. L'incavo della loro lamina si distribuisce in una zona che si fa sempre più lunga e più stretta e perciò l'incavo stesso si fa sempre meno evidente: ad un certo momento, generalmente quando l'organo misura mm. 1-1 e mezzo, sotto l'apice della sua lamina si manifesta una lieve strozzatura. E' l'inizio dello stilo che si fa poi evidentissimo e cresce rapidamente isolando lo stimma (figg. 37-39). Organi in questo stadio si trovano comunemente in bocci di 25-30 mm. e sono ormai lunghi 1 mm. e 3/4-2 e 1/2. Solo in casi eccezionali, come mostra la fig. 38 e come del resto può vedersi anche in corpi pistillodici completamente adulti e tipici, rimane ancora evidente l'orlo inferiore ricordante il primitivo cercine dal cui normale sviluppo prende origine il tegumento ovulare. Specialmente in corrispondenza di questo orlo inferiore come pure ai lati della lamina nascono gli ovuli di second'ordine i cui primi abbozzi compaiono assai presto, come mostrano le figure 33-35. La forma più tipica dei corpi pistillodici adulti è la seguente: dopo un tratto che può dirsi cilindrico di circa 2-3 mm. viene una parte espansa. raramente a sezione ovale o quasi circolare, più spesso appiattita o concava che misura generalmente 1/2 o 3/5 di mm. di larghezza per 1-2 di altezza: possiamo dirla parte ovarica del carpelloide: essa si continua nella parte stilare che ben raramente tende a riassumere la forma cilindrica propria della parte peduncolare (1). Più spesso si conserva nastriforme, di mm. 0,35 circa di larghezza, ricorda perfettamente, in piccolo, gli stili dei carpelli primari su cui nasce, come questi mostra una solcatura che la percorre per tutta la lunghezza dal lato opposto a quello ove si forma la concavità ovarica (che può essere anche ovulifera), verso il qual lato invece la superficie stilare dell'ovulo pistillodico appare convessa: mentre la parte solcata è biancastra, quella convessa è verde perchè tappezzata da tessuto conduttore. Di tutto il corpo pistillodico la parte stilare è quella più frequentemente tortuosa e di lunghezza più variabile. Generalmente è di 5 mm. e termina con una capocchia stimmatica di circa mm. 0,40 di larghezza per 0,25 di altezza con papille lunghe mm. 0,03-0,07 o più, e dunque talvolta anche un po' maggiori di quelle dei carpelli primari e dello stimma normale (fig. 42). Del resto, pur nella categoria dei pistillo-

(1) Sono rari i carpelloidi a sezione quasi dovunque circolare come quello che ho figurato nel lavoro precedente, sono quelli che più probabilmente derivano dalla trasformazione dell'intero ovulo.

dici, le dimensioni sono variabilissime anche in uno stesso gineceo: sarebbero stati utili dati biometrici, considerando per es. l'ovulo più alto di ciascun gineceo; ma vi si oppose l'estrema diffusione di forme tortuose che rendono difficile il confronto, impossibile la esatta misurazione: dal complesso delle osservazioni fatte mi risulta che la lunghezza del massimo ovulo pistillodico della serie dei



Fig. 42 — Ovulo pistillodico tipico
Figg. 43-44. — Altre forme di carpelloide ovulare (ingr. 10 volte).

ginecei varia dal massimo di mm. 17, ricordato, ad un minimo di mm. 5, la massima frequenza cadendo su pistilloidi di circa 8 mm.. È da notarsi che la parte tappezzata da tessuto conduttore e cioè la pagina superiore del carpelloide è vòlta sempre verso la pagina superiore dei carpelli primari (quando naturalmente si prescinda dalle torsioni che possono avere alterato questi rapporti) e ciò in obbedienza alla ben nota legge per cui quando una lamina fogliare nasce da un'altra, la prima ha posizione invertita, e perciò le due pagine analoghe si guardano: in questo caso, la foglia nascendo sulla

pagina superiore (lato ventrale del carpello), le facce che si guardano sono appunto le superiori.

Il descritto tipo d'ovulo pistillodico somiglia moltissimo, in piccolo, ai carpelli primari del gineceo anomalo su cui nasce, salvo nel fatto che questi sono sessili, mentre il peduncolo dei carpelloidi, rappresentando il funicolo dell'ovulo, può ritenersi come un picciòlo semplicissimo, specialmente per analogia con quel che avviene nella fillodia ovulare, ch' è l' anomalia più prossima a questa. Ma altre numerose forme di carpelloidi possono aversi: fra gli ovulati vanno intanto distinti quelli che, oltre agli ovuli, portano anche papille, concentrate o no in una capocchia stiliforme, da quelli che ne sono sprovvisti. Questi corpi non papillosi, che costituiscono più della metà di quelli ovulati, per portare ovuli sur una superficie scoperta e per essere sprovvisti di qualsiasi parte stimmatica, possono veramente dirsi gimnospermi: sono organi adulti, ma potrebbero paragonarsi allo stato ontogeneticamente primitivo di certi carpelli di angiosperme che, come è stato notato, sono dapprima gimnospermi, cioè senza cavità chiusa, a ovuli nudi e senza stimma (1). Noterò in proposito la frequente dissociazione che avviene in simili casi dei due caratteri carpellari delle angiosperme: presenza di ovuli e di stimma. Io ho trovato corpi stigmati ma non ovulati e corpi ovulati ma non stigmati in *Datura Stramonium* e in *Nicotiana rustica*, Berkley nota per il garofano che non sempre i corpi ovulati portano stimma e mie recenti osservazioni confermano quella del Berkley; infine nel caso delle *Begonie* la papillosità non solo non si associa necessariamente alla formazione di ovuli, ma anzi dalla descrizione del Vuillemin i due fatti sembrano verificarsi sempre separatamente, in pezzi distinti. La comparsa di ovuli avviene spesso su quella parte espansa, concava, che abbiam chiamato parte ovarica dei corpi pistillodici che ho descritto come tipici per la loro forma, ma che, del resto, non sono i più ovulati, potendo esserne totalmente sprovvisti. La nervazione di questi carpelloidi, oltre che variare con le loro particolarità di forma, è influenzata dalla presenza o meno degli ovuli di secondo ordine: sempre però entra nella loro parte picciolare (funicolo) un sol fascio (come normalmente nell'ovulo) il quale decorre diritto fin sotto all'espansione stimmatica: ma generalmente, al momento di introdursi nella parte ovarica, dà luogo a due brevi ramificazioni laterali che si accostano ai margini e che evidentemente suppliscono le nervature marginali

(1) Bonnier et Leclerc du Sablon, *Traité de Botanique*, p. 577.

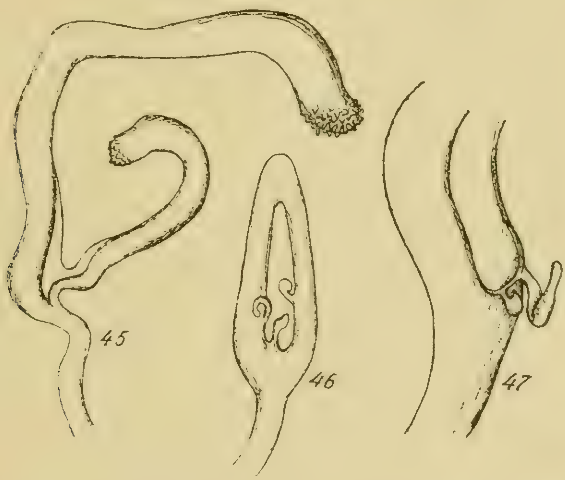
dei veri carpelli; difatti in corrispondenza di queste nervature nascono gli eventuali ovuli secondari; rarissimamente essi compaiono in corrispondenza della nervatura mediana e non esistono le laterali. Ma quando il corpo pistillodico, assumendo altre forme (figg. 43-44), mostra una parte ovarica maggiormente allargantesi, altre ramificazioni laterali si dipartono dal suo fascio centrale. Invero molto spesso in questi corpi il funicolo bruscamente si appiattisce e si allarga, ma poi non torna ad attenuarsi; la parte piatta può essere tortuosissima, larga talvolta 1 mm. e più, e lunga fino a 4 mm.; qui gli ovuli di secondo ordine sorgono spesso verso la base della parte appiattita; ma le ramificazioni marginali si prolungano tuttavia fin quasi verso la sua metà e con ciò si fa passaggio a corpi assai spessi, carnosi, irregolari e tortuosi, oppure a spatola ecc., spesso senza traccia di papille in cui gli ovuli di second'ordine, più grossi e in maggior numero che nei carpelloidi tipici, spesso anche in numero di 10-12, nascono fin verso l'apice generalmente in due file, al medesimo livello, uno a destra e uno a sinistra. Fu trovato uno di questi corpi all'antesi, largo 0,90 mm. e lungo mm. 11, dello spessore medio di mm. 0,30 percorso da un fascio mediano che a brevi intervalli mandava numerosi rami laterali. La vascolarizzazione di questi corpi è in relazione appunto coi bisogni degli ovuli che ne nascono. Anche in altri casi di comparsa abnorme di ovuli su organi non abituati a portarli, si nota un maggiore sviluppo delle ramificazioni vascolari: così nel caso della pistillodia staminale in *Papaver Rhœas* Carano (1) osserva che il fascio vascolare degli stami, tipicamente unico, si ramifica per mandare rami agli ovuli: un fatto analogo è stato osservato da me per le pistillodie staminali di *N. rustica* e Molliard (2) lo rileva come una conseguenza generale di questo tipo d'anomalia e, rimanendo alle pistillodie ovulari, il Vuillemin afferma per i suoi casi di *Begonia* che nei pezzi semplicemente petalodici i fasci laterali che si dipartono dalla nervatura mediana non raggiungono il margine; ma quando si ha formazione di ovuli, uno o due fasci raggiungono i margini introducendosi in essi. Nei miei casi solo gli ovuli di secondo ordine più piccoli possono nascere senza richiedere lo sviluppo di un fascio proprio. Questi carpelloidi spessi e molto ovulati sono sempre meno verdi e più carichi di materiali di riserva dei carpelloidi tipici. Nei ginecei prodotti in fin di stagione,

(1) Carano, loc. cit.

(2) Molliard, *Homologie du massif pollinique et de l'ovule.* « Revue gén. de Bot. », Paris, f. VIII, 1896, pp. 272-283.

in quelli prodotti durante il secondo anno di vita delle piante, come pure nei verticilli superiori dei ginecei, rispetto a quelli inferiori; i corpi pistillodici sono meno frequenti, meno sviluppati e meno ovulati: il massimo ovulo pistillodico trovato al disopra dei primi due verticilli misurava solo 4 mm., ho trovato anche ovuli pistillodici di poco più di 1 mm. (fig. 27-28). Dopo l'antesi, prima che il fiore cada, gli ovuli pistillodici, come del resto anche un poco i carpelli primari su cui nascono, seguitano a crescere, si fanno più sbiancati, cioè meno verdi, e più tortuosi. Parecchi degli ovuli primari sorgenti sui carpelli del primo verticillo assumono volume paragonabile a quello dei carpelli primari degli ultimi verticilli. Inoltre fu osservato in dieci casi il parziale connascimento laterale dei margini di due carpelloidi contigui, ciò che conduce alla formazione sulla placenta di una specie di minuscolo gineceo bicarpellare. Bernard parla della possibilità del connascimento di questi corpi a formare un ovario completo, ma non sembra averlo osservato: qualcosa di simile si verifica invece nel *Dianthus cariophyllus* studiato da Berkley e da me. Gli ovuli di second'ordine generalmente sono molto piccoli misurando circa mm. 0,09 di lunghezza, solo in casi eccezionali si raggiunsero mm. 0,20 cioè dimensioni paragonabili a quelle degli ovuli di prim'ordine: anche Bernard nota la piccolezza degli ovuli portati dai suoi carpelloidi ovulari, e molto piccoli sono generalmente anche quelli da me trovati in *Datura Stramonium* e *Nicotiana rustica*. Questi ovuli di secondo ordine in *N. sylvestris* hanno quasi tutti costituzione normale cioè canale micropilare ben formato, nocella e sacco embrionale. Vuillemin, riferendo l'osservazione del Berkley relativa a carpelloidi ovulari di garofano con placenta marginale portante ovuli sprovvisti di nocella, tiene a notare che questo caso ha valore diverso da quello di *Begonia* ove gli ovuli di secondo ordine sono, al contrario, completi e normali come si verifica anche, possiamo aggiungere, nel caso di *Carica* del Bernard. Ma i casi miei, studiati con ampiezza notevole di materiale, rivelano la natura di questa differenza e la sua scarsa importanza: i due casi si verificano insieme e dipendono solo dalla diversa intensità dell'anomalia che si arresta generalmente alla prima ramificazione del carpello; più raramente si propaga oltre ancora, trasformando più o meno l'ovulo di secondo ordine. I casi del Berkley mostrano appunto l'intensità dell'azione teratogenetica non estinta alla prima ramificazione, ma propagantesi, sebbene affievolita, alla seconda di cui rispetta un po' più le caratteristiche ovulari primitive. Il caso di completa trasfor-

mazione dell'ovulo di secondo ordine in carpelloide è stato osservato per la prima volta da me e già descritto per *N. rustica;* anche in *Nicotiana sylvestris* possiamo seguire per gli ovuli di secondo ordine un processo di trasformazione, analogo a quello già visto negli ovuli di primo ordine, che s' inizia con l' ipertofia che fa perdere a questi organi la loro caratteristica piccolezza e si termina con la formazione di un piccolo carpelloide di terzo ordine analogo a quello di secondo ordine su cui si inserisce (figg. 45-47), molto simile a sua volta al vero carpello da cui nasce, ciò che conduce, in definitiva, alla formazione di ramificazioni carpellari di due ordini succedentisi senza differenziazione.



Figg. 45-46. — Ovuli pistillodici portanti ovuli di 2° ordine pistillodici (ingr. 10 volte).
Fig. 47. — Zona ovulifera d'un carpelloide ovulare con ovuli di 2° ordine: uno normale e uno pistillodico (ingr. 20 volte).

Le tabelle seguenti illustrano un po' minutamente le caratteristiche di 70 ginecei della forma pistillodica: la prima, relativa a 35 ginecei, porta anche dati riguardanti i carpofori ed i verticilli carpellari; solo è stato trascurato il sesto carpoforo e talvolta anche il quinto data la loro piccolezza: la seconda, relativa agli altri 35 ginecei, porta semplicemente le cifre riguardanti gli ovuli di cui è dato il numero complessivo e la ripartizione in normali intermedi e pistillodici. Nei verticilli più alti la distinzione tra intermedi e pistillodici è meno sicura essendo i carpelli di formazione più recente ed i loro ovuli non completamente sviluppati: perciò nel quarto verticillo si è fatta distinzione soltanto fra ovuli normali e metamorfo-

sati sebbene in molti casi fossero anche qui chiaramente riconoscibili quelli pistillodici; del quinto verticillo è stato dato semplicemente il numero totale degli ovuli. Complessivamente questi 70 ginecei hanno dato 10623 ovuli cioè, in media, solo 152 per ciascuno, con un massimo di 242 e un minimo di 95. Il gineceo anomalo, con tanti carpelli, ha un numero d'ovuli molto minore di quello normale bicarpellare che ne può portare persino 4590; questa è la manifestazione quantitativa della diminuita attitudine genetica la quale si traduce qualitativamente nelle modificazioni morfologiche descritte. Il numero degli ovuli generalmente decresce salendo ai carpelli più alti: sebbene in casi eccezionali il secondo verticillo possa essere più ovulato del primo ed il terzo anche più del secondo, pure in complesso il primo verticillo dette nei 70 carpelli ovuli 3803, il secondo 3195, il terzo 2509, il quarto 1058, il quinto 58. Nessuno di questi 70 ginecei ha più di 12 carpelli ed in nessuno il sesto verticillo era ovulato, sebbene in altri casi ciò sia più volte avvenuto. Le tabelle mostrano anche qualche gineceo in cui erano sterili i due ultimi verticilli. In un caso, l'ultimo verticillo presentava una foglia fittamente ovulata, l'altra affatto sterile. E tuttavia non può dedursi da ciò che la tendenza alla sterilità, e quindi l'anomalia, si accentui dai primi verticilli agli ultimi: trascurando le secondarie apparenze del fenomeno si constata invece quella che potrebbe dirsi una influenza normalizzatrice nell'anomalia stessa, nel senso che l'anomalia si attenua man mano che si esplica: ciò è stato già visto considerando le ramificazioni successive del carpello: le prime ramificazioni, cioè gli ovuli di primo ordine, sono in larga misura pistillodiche, le ultime ramificazioni, cioè gli ovuli di secondo ordine, sono quasi tutti di conformazione normale ed è veramente difficile trovarle pistillodiche, come se l'impulso alla pistillodia avesse già avuto in precedenza sfogo sufficiente. E così salendo dai carpelli più bassi ai più alti, se è vero che il numero degli ovuli diminuisce, è pur vero che il numero di quelli normali aumenta, talora non soltanto relativamente, ma anche in senso assoluto: gli ultimi verticilli difficilmente portano ovuli pistillodici, anzi possono spesso portarne solo normali, sempre, s'intende, nel senso illustrato sopra, cioè anche un po' deformati, ma non chiaramente orientati verso la pistillodia.

TABELLE

TABELLA

PRIMO VERTICILLO						SECONDO VERTICILLO						TERZO	
lunghezza 1° carpoforo mm.	altezza massima 1° verticillo mm.	ovuli: numero complessivo	normali	intermedi	pistillodici	lunghezza 2° carpoforo mm.	altezza massima 2° verticillo mm.	ovuli: numero complessivo	normali	intermedi	pistillodici	lunghezza 3° carpoforo mm.	altezza massima 3° verticillo mm.
2,6	44	63	47	5	11	1,5	15	54	42	10	2	1,2	3,5
3	45	49	27	4	18	1,5	13,5	38	33	1	4	1,25	5
3	46	53	23	6	24	2	15,2	42	38	2	2	1	3,8
2,6	44	61	46	4	11	1,5	15,5	40	36	4	—	1,5	3,3
2,6	41	36	29	2	5	1,5	11,5	33	30	3	—	1	2,5
2	48	67	44	6	17	2	15,25	51	44	6	1	1,2	5
2	50	53	27	4	22	1,5	15	46	40	1	5	1	5
2	43	37	21	3	13	1,75	13,5	46	42	3	1	1,25	4
2	43	58	43	3	12	2,2	12,5	56	53	1	2	0,7	3
2	44,6	47	40	3	4	1,7	15,5	34	33	1	—	0,7	3
2,7	46	55	44	5	6	1,2	11	32	27	3	2	0,25	1,1
2,4	37	36	26	2	8	1	11,5	51	39	5	7	0,8	3,5
2,7	34,6	43	23	2	18	1	9	48	34	2	12	1	2
2	33	46	19	3	24	1	11	41	34	2	5	0,5	2,5
2,8	44	71	49	—	22	1,5	14,2	42	33	1	8	1	5
3	51	51	38	1	12	1,2	18	42	37	2	3	1	6
2,5	47	58	52	3	3	1,5	18	60	51	3	6	1	6
2	32,6	53	38	1	14	1	10	54	48	5	1	0,5	3
2,5	41,7	45	31	3	11	1	13,5	38	31	3	4	0,7	4
2	54	58	43	2	13	1,8	22	31	28	—	3	0,5	4
2	50	36	28	—	8	1	16	45	38	—	7	0,7	6,5
3	44	74	54	5	15	1,5	15	53	43	5	5	0,7	5,5
2	51,6	73	60	3	10	1,5	17	54	46	3	5	0,8	4
2	47	52	22	10	20	1	14	52	47	2	3	0,5	4
2,6	49	49	41	1	7	1	16,5	28	24	1	3	0,5	5
1,7	41	34	29	1	4	1	12	35	30	3	12	0,7	3,3
2	41	71	56	3	12	1,5	12	40	35	3	2	1	3
3	35	44	30	3	11	1,5	12,5	50	41	4	5	1	4,5
3	49	44	27	4	13	1,5	14,5	41	35	3	3	1	5,5
2,5	42,7	76	51	—	25	1	14,5	53	44	4	5	1	4
2	41	53	40	3	10	1	21,2	51	44	5	2	0,75	2,5
2,5	34	61	34	2	25	1	11	52	43	5	4	1	4,5
2,3	46	41	29	—	12	1,5	14,5	49	42	—	7	1	3,5
2,9	48	43	24	1	18	1,5	14,5	47	42	—	5	1	3,5
2	49,6	62	43	4	15	1,5	17,5	58	51	2	5	1	4

RIMA.

verticillo				quarto verticillo					quinto verticillo			sesto verticillo
numero complessivo	normali	intermedî	pistillodici	lunghezza 4° carpoforo mm.	altezza massima 4° verticillo mm.	ovuli: numero complessivo	normali	metamorfosati	lunghezza 5° carpoforo mm.	altezza massima 5° verticillo mm.	ovuli	altezza massima 6° verticillo mm.
29	28	—	1	0,6	1,2	12	12	—	—	—	—	—
24	22	2	—	0,5	1,5	14	14	—	—	0,29	—	—
33	28	2	3	0,5	1,3	11	11	—	—	0,3	—	—
34	31	3	—	0,5	1,2	28	28	—	—	—	—	—
32	31	1	—	0,5	0,9	5	5	—	—	0,4	—	—
16	11	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
48	42	2	4	0,5	1,6	17	16	1	—	0,6	—	—
37	33	4	—	0,5	1	5	5	—	termina col 7° carpello			
48	45	2	1	0,25	0,9	29	29	—	termina col 7° carpello			
34	28	6	—	0,3	1,2	18	18	—	—	—	—	—
16	16	—	—	0,3	0,42	—	—	—	—	—	—	—
47	41	3	3	0,1	1,5	10	8	2	—	—	—	—
34	30	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	17	3	—	—	0,5	—	—	—	termina col 7° carpello			
43	38	2	3	0,5	2	29	26	3	0,17	0,56	8	—
33	29	1	3	0,5	2	22	18	4	0,17	0,56	—	—
36	30	3	3	0,5	2	25	22	3	0,2	0,7	15	—
38	36	2	—	0,2	0,9	3	3	—	—	—	—	—
26	24	1	1	0,2	0,6	11	11	—	—	—	—	—
12	12	—	—	0,15	1,4	9	9	—	—	—	—	—
30	24	3	3	0,3	2	35	35	—	—	—	—	—
30	24	4	2	0,5	3,5	37	34	3	—	—	—	—
30	30	—	—	3	1,8	32	29	3	0,7	3	termina col 9° carpello	
25	22	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	18	—	—	0,2	0,9	2	2	—	termina col 7° carpello			
26	23	3	—	0,25	0,75	—	—	—	—	—	—	—
51	47	4	—	0,34	1,2	14	13	1	termina col 7° carpello			
37	33	2	2	0,42	1,2	7	7	—	—	0,46	—	termina col 9° carpello
38	35	1	2	0,5	0,25	37	31	6	0,17	0,85	11	0,18
46	42	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	19	4	—	0,42	1,2	5	5	—	—	—	—	—
36	31	3	2	0,34	1,1	6	6	—	—	0,34	—	—
35	33	2	—	0,25	0,9	10	8	2	—	—	—	—
34	28	2	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
42	40	2	—	0,42	1,3	7	7	—	—	—	—	—

TABELLA SECONDA

Primo verticillo				Secondo verticillo				Terzo verticillo				Quarto verticillo			Quinto vert.	Sesto vert.
OVULI				OVULI				OVULI				OVULI			OVULI	OVULI
complessivi	normali	intermedi	pistillodici	complessivi	normali	intermedi	pistillodici	complessivi	normali	intermedi	pistillodici	complessivi	normali	metamorfosati	complessivi	complessivi
67	42	4	21	51	44	3	4	36	31	2	3	24	24	—	4 (1)	—
69	57	1	11	50	39	3	8	67	58	2	7	23	20	3	0	0 (2)
53	41	—	12	39	31	2	6	39	36	3	—	—	—	—	—	—
68	47	3	18	51	41	5	5	42	33	2	7	25	18	7	8	0 (2)
67	51	—	16	52	38	5	9	37	28	7	2	11	11	—	0	—
52	34	4	14	47	37	4	6	54	51	1	2	7	7	—	0 (1)	—
55	30	2	23	52	36	7	9	44	34	3	7	34	26	8	3	0
50	18	7	25	31	16	5	10	32	22	3	7	12	10	2	0	—
55	38	5	12	37	30	2	5	35	29	2	4	15	15	—	0 (1)	—
48	24	2	22	47	35	3	9	40	30	2	8	23	21	2	0	—
65	48	3	14	51	41	2	8	39	34	4	1	25	25	—	0	—
48	31	—	17	40	30	2	8	28	20	5	3	33	29	4	0 (1)	—
42	25	2	15	31	28	—	3	17	15	—	2	0 (3)	—	—	—	—
56	33	5	18	65	57	—	8	48	44	2	2	16	13	3	0 (1)	—
42	33	1	8	36	28	1	7	3	2	—	1	0 (3)	—	—	—	—
45	17	4	24	36	25	2	9	35	32	3	—	15	12	3	—	—
42	25	—	17	39	28	1	10	43	34	4	5	30	28	2	7 (1)	—
74	50	3	21	36	30	—	6	33	29	4	—	10	10	—	0 (1)	—
51	32	4	15	44	36	2	6	43	39	—	4	—	—	—	—	—
58	41	6	11	52	46	2	4	48	47	1	—	11	10	1	—	—
70	48	5	17	52	45	2	5	41	37	3	1	15	15	—	0	—
47	36	3	8	52	50	—	2	48	42	2	4	22	20	2	0	—
68	35	5	28	53	45	1	7	39	30	4	5	49	47	2	0	0
37	24	1	12	44	38	2	4	33	25	5	3	13	13	—	—	—
58	48	1	9	57	52	1	4	49	45	2	2	24	24	—	0	—
38	22	1	15	52	49	—	3	47	44	2	1	17	15	2 (3)	—	—
58	27	4	27	66	54	5	7	86	82	2	2	32	30	2	0	—
52	46	3	3	48	43	3	2	38	36	2	—	28	28	—	0	0
42	37	3	2	32	30	—	2	26	20	2	4	—	—	—	—	—
65	44	4	17	45	37	2	6	17	11	6	—	20	20	—	0	—
70	42	5	23	37	28	5	4	48	39	5	4	14	14	—	0	—
40	21	2	17	53	47	—	6	41	21	18	2	12	—	12	—	—
67	40	4	23	40	35	3	2	19	12	6	1	19	12	7	2	—
58	25	6	27	63	51	6	6	48	44	2	2	30	29	1	—	—
73	50	2	21	27	21	2	4	25	20	3	2	9	9	—	0 (1)	—

Osservazione. — Gli zeri indicano la presenza di un verticillo o di un carpello sterile; mentre le lineette indicano semplicemente l'assenza degli organi considerati.

(1) Il gineceo termina col 9° carpello.

(2) Il gineceo termina con l'11° carpello.

(3) Il gineceo termina col 7 carpello.

Nei 70 ginecei i primi quattro verticilli portano:

	OVULI							
	normali	per cento dei normali	intermedi	per cento degli intermedi	pistillodici	per cento dei pistillodici	metamorfosati	per cento dei metamorfosati
1° verticillo	2540	66,8	207	5,4	1056	27,8		
2° id.	2679	83,8	181	5,7	335	10,5		
3° id.	2177	86,8	193	7,7	139	5,5		
4° id.	967	91,4	—	—	—	—	91	8,6 (1)

Le cifre relative al primo verticillo si possono paragonare con quelle già date a pag. 219 relative ad un gruppo di ovuli raccolti da altri ginecei. Questa tendenza alla normalizzazione osservata passando dai primi agli ultimi verticilli e dagli ovuli di primo a quelli di secondo ordine ci fa intravvedere la possibilità di qualche azione sperimentale conducente, per così dire, alla guarigione della sterilità delle nostre piante invano tentata nei modi grossolani di cui ho già parlato. Certo i fenomeni che ci occupano sono la conseguenza di una perturbazione che ha fatto insorgere un nuovo stato di equilibrio dei processi d'autoregolazione tra le fasi vegetativa e riproduttiva della pianta: la causa determinante in special modo la metamorfosi degli ovuli in carpelloidi sembra attenuarsi come se fosse legata a qualche cosa che si consumi man mano che produce i suoi effetti. Se, come alcuno crede, l'antogenesi potesse porsi in rapporto con speciali sostanze morfogene (ormoni?) (2) dalle cui azioni antagoniste sorge l'equilibrio normale, noi possiamo immaginare questo fenomeno come dovuto ad un relativo eccesso di qualcuna di queste sostanze promotrici del processo vegetativo o inibitrici delle differenziazioni fiorali, eccesso che si attenua durante lo svolgimento del processo teratologico da esso determinato ed in cui forse la sostanza stessa trova impiego. Ma anche volendo tenerci lontani da queste rappresentazioni mentali troppo determinate e troppo poco basate,

(1) Per il 4° verticillo è stato dato il numero complessivo degli ovuli metamorfosati, non potendosi quivi fare più precise distinzioni (vedi tabelle precedenti).

(2) V. Calestani, *Gli ormoni nelle piante*. Bull. Soc. Bot. It. 1916 N. 6-7 a pag. 89.

allo stato attuale delle conoscenze, dovremo però riconoscere che questi fatti sono legati a processi di regolazione e che volendo paragonare i fatti di regolazione della biologia con altri più semplici e noti, solo la fisico-chimica può offrirci la possibilità di un tale ravvicinamento, sia pur semplicemente formale, e nella fisico-chimica ha una portata assai generale la regola di Le-Chatelier cioè « il principio della resistenza della reazione contro l'azione » che in una forma semplice e generale può esprimersi: « ogni sistema in equilibrio, per ogni azione che lo sposta dall'equilibrio medesimo, dà luogo ad una modificazione tale da contrapporsi a quella azione perturbatrice riducendone parzialmente gli effetti ». L'equilibrio fu difatti chiamato « uno stato che tende a ristabilirsi quando venga alterato, mediante la comparsa di fenomeni atti a far retrocedere la perturbazione »: tali, nel nostro caso, l'aumento dei carpelli e la loro ripetuta ramificazione. Questi sono i soli concetti, veramente generali, che, secondo me, dovrebbero porsi a base di un qualsiasi tentativo di interpretazione fisiologica delle forme teratologiche, cioè delle alterazioni dell'equilibrio morfologico normale.

Mi occupo ora di alcune deviazioni dalla costituzione tipica del gineceo della forma pistillodica e comincio dalle particolarità della sua terminazione. Il caso più generale, e potrei dire normale, è quello in cui, al disopra dell'ultimo verticillo, si vede chiaramente l'apice del cono vegetativo come in un qualunque germoglio fogliare; talora questo apice sovrasta ad una sola foglia carpellare, anzichè ad un verticillo, nel caso appunto in cui il numero dei carpelli sia impari. Ma ben ventinove volte in circa tremila ginecei che furono a vari scopi minutamente osservati, si verificò il fatto che, dopo aver prodotto un ultimo verticillo di foglie carpellari, che potevano anche essere assai grandi e bene sviluppate, (mm. 4 e 1/2), l'asse prolifero sembrava allungarsi in un filamento di mm. 1/2-2 e 1/2 e durante la ricerca biometrica esposta, questa evenienza si è osservata specialmente frequente nei casi ove il numero dei verticilli carpellari era limitato a tre. Talora questo filamento presenta una leggerissima rigonfiatura alla base, poi gradatamente si attenua andando verso l'apice (fig. 48). Potrebbe a prima vista interpretarsi come la parte terminale dell'asse che avesse esaurito la facoltà di produrre appendici laterali, non quella di allungarsi, e difatti questa inerpretazione è stata data a casi che ritengo simili a questo: Penzig (1) nota in un fiore prolifero di

(1) Penzig, *Miscellanea teratologica*. Memorie del R. Istituto Lombardo di Scienze e Lettere vol. XV, 1884, p. 180 e tav. XII, fig. 7-*a*.

Phygelius capensis che « l'apice dell'asse fiorale s'era prolungato fra i due carpidî; ma non portava nè foglie nè altre appendici essendo conformato semplicemente a guisa di una punta acuminata filiforme » e Vuillemin (1) osserva al centro di un fiore di *Lonicera*, che possiamo pure considerare prolifero, « un filamento assile prolungante il ricettacolo e troppo gracile per emettere appendici ». A questi casi posso aggiungere le mie osservazioni personali su fiori di *Antirrhinum Majus*, all'ascella dei cui stami petalizzati sorgono germogli (ecblastesi) portanti fillomi di natura fiorale, veri fiori parziali: K3 C1 — C2 A1 — K3 C3 A2; orbene talora questi germogli ascellari terminano a filamento o sembrano essi stessi ridotti ad un semplice filamento. Ma lo studio della nostra *Nicotiana sylvestris pistillodica* mostra in taluni casi che l'asse fiorale è sormontato da corpi di 2-3 mm. filamentosi alla base,

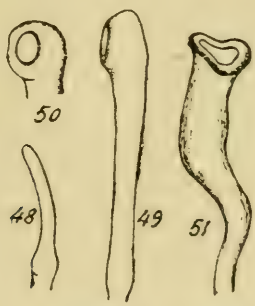


Fig. 48-51. — Terminazioni filamentose e ascidiformi del gineceo pistillodico (ingr. 15 volte).

ma che in alto si allargano un poco terminando lateralmente con un labbro a cercine rilevato leggermente, come fosse l'inizio di un ascidio (figg. 49-50); abbiamo poi in parecchi casi effettivamente un ascidio o forse uno scifo monofillo in cui talora la natura carpellare può essere tradita da un accenno di papille (2); la fig. 51 mostra il caso di uno di questi ascidi terminali molto sviluppato. Altre volte si ha addirittura un carpello o una coppia di carpelli, saldati in posizione terminale: la presenza di un carpello impari è spesso collegata con la sua posizione terminale. Per tutto ciò io considero che anche i filamenti trovati sul prolungamento dell'asse fiorale non sieno che fillomi in posizione terminale, cioè casi di

(1) Loc. cit.

(2) Nei riguardi della ricerca biometrica è da avvertire che furono contati come carpelli solo quelli mostranti ben chiara la loro natura e la loro individualità, scartando i casi in cui potesse esistere dubbio.

corifillia, avendosi così una grande analogia coi casi trovati da Migliorato (1) nei germogli vegetativi del *Buxus sempervirens*, ove l'autore afferma che «l'accrescimento apicale del germoglio è arrestato dal fatto che l'asse dà origine ad un filamento conico allungatissimo che termina assottigliandosi gradualmente. Talvolta questo filamento termina con un ascidio difillo. Qualche caso presentò due di questi filamenti fusi fino a metà della loro lunghezza, segno evidente che fanno parte delle due lamine (opposte) mancanti»: ciò trova anche riscontro in altre mie osservazioni personali relative a germogli fiorali di *Hemerocallis fulva* mostranti una complessa anomalia data da insistentissima moltiplicazione di cicli con metamorfosi di fillomi ecc., complessivamente caratterizzabile come petalomania: quivi l'asse, allungatissimo e gradualmente attenuato, qualche volta dà luogo alla sua sommità ad una produzione terminale filamentosa e biancastra di lunghezza assai variabile, talora terminante con una piccola espansione papillosa, simile pertanto a uno stilo, e difatti da ritenersi come una formazione monocarpellare ridottissima; in altri casi si aveva una produzione terminale a nastro che risultava manifestamente dal profondo concrescimento di due fillomi carpellari contigui ridottissimi. È caratteristica delle foglie di nascere ai lati del cono vegetativo, a distanza apprezzabile dalla sommità dell'asse, come appendici laterali; la deviazione da questa legge è estremamente rara nel germoglio puramente vegetativo ove la posizione terminale di foglie fu segnalata, credo per primo, dal Morren in *Gesnera Geroltiana*. Ai casi riportati dal Worsdell (2) riguardanti singoli fillomi o sinfisi fogliari talora assumenti forma d'ascidio, pochi altri se ne possono aggiungere: quello di *Coffea arabica* riferito da De-Vries (3), quelli osservati da Migliorato in *Hydrangea Hortensia, Taxus* sp., *Negundo aceroides* e *Buxus sempervirens;* quelli osservati da me in germinazioni di *Nicotiana rustica* e riguardanti i cotiledoni che possono presentarsi congenitamente uniti, sia faccia a faccia, sia per i margini di un sol lato (sincotilia), sia per i margini d'ambo i lati, determinando così una piccola cavità (anficotilia). Questa mia osservazione è di particolare interesse perchè il fenomeno si presenta in plantule, arrestando così lo sviluppo dell'organismo fin dai primordi della

(1) E. Migliorato, *Fillomi e sinfisi fogliari all'apice del fusto* (*corifillia e corifisinfillia*). « Ann. Bot. », vol. VII, fasc. 1°, p. 175, 1908.

(2) Worsdell, *Principles of Plant-teratology*. Vol. I. p. 223-226.

(3) De Vries, *Mutationstheorie*. Vol. II, 1903, p. 237.

vita: cioè trova qualche riscontro nei casi studiati dal De-Vries (1) in una razza di *Antirrhinum majus* ove il fenomeno si manifesta però al disopra dei cotiledoni, interessando la plumula. Per i cotiledoni sembrerebbe essere stato osservato nelle sincotilie di *Eremostachys* (2).

Ma a me sembra naturale che il fatto debba essere assai più frequente in quei germogli di derivazione fiorale il cui riaccostarsi, per proliferazione, alla natura vegetativa non è completo, come nel nostro caso in cui è così poco profondo da non cambiare la natura carpellare degli ultimi fillomi prodotti, e ciò perchè nel fiore già normalmente, come s'esprime il Wiesner, « il punto di vegetazione dell'asse apparisce d'ordinario molto ridotto ed in molti casi non è più riconoscibile perchè le iniziali dei carpelli ne occupano l'apice » (3), a differenza di quel che avviene nel ramo foglifero ove è ben marcata la distinzione tra asse e fillomi. Questi fiori con carpello in posizione terminale, pure essendo proliferi, sono, come il fiore normale, germogli ad accrescimento longitudinale definito, non più perchè il gineceo, occupante il centro del fiore, con la ripiegatura dei carpelli e con la formazione della placenta, chiuda l'asse fiorale; ma perchè l'inserzione stessa della foglia terminale preclude la crescenza dell'asse di cui occupa l'apice. O meglio, è l'apice che, esaurita la potenza vegetativa, si esaurisce esso stesso in una produzione fogliare: sta poi alla istologia di decidere se e quanto la differenza sia sostanziale, in considerazione delle vedute sull'origine fogliare dello stelo (4) secondo cui l'apice del germoglio non ha valore d'apice del caule (questo essendo subordinato alle foglie, dalla somma delle cui basi risulta), ma ha valore d'un centro di formazione di nuovi segmenti fogliari. Appunto a proposito dei carpofori il Bonnier e il Friedel (5) trovano che in qualche caso l'internodio fiorale appare come una specie di condensazione delle foglie superiori; e di questo fatto si acquista certo una suggestiva apparenza esteriore nel caso in cui l'asse fiorale si espande terminalmente in una foglia.

Altre deviazioni riguardano pure la disposizione dei carpelli: ho già detto che la loro moltiplicazione non è mai dovuta a polifil-

(1) Loc. cit., p. 236.

(2) Worsdell, loc. cit., p. 215.

(3) Wiesner, *Elemente der Wissenschaftlichen Botanik*. III Band 1909, p. 169.

(4) Flot, *Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige*. « Rev. gén. de Bot. », Paris, t. XVII-XIX, 1905-1907.

(5) G. Bonnier et Jean Friedel, *Sur les Entre-Noeuds de la fleur*. « Rev. gén. de Bot. », Paris, t. XXVIII, 1916, p. 183.

lia, cioè accrescimento del numero dei membri del verticillo (derivata da sdoppiamento di abbozzi fogliari), ma a pleiotassia, cioè aumento dei verticilli stessi. La combinazione di polifillia e pleiotassia conduce generalmente allo spiralismo, cioè alla tendenza verso il passaggio di alcuni membri d'un verticillo al verticillo prossimo, portata dalla necessità di trovare maggiore spazio per l'inserzione delle basi fogliari. In questi ginecei, sebbene raramente, verso la parte terminale dell'asse, gli ultimi carpelli talora non nascono esattamente a coppie allo stesso livello, cioè in disposizione verticillata, ma essendo ormai appena concresciuti fra loro, accennano a una disposizione spiraloide la quale, non dipendendo dalla causa sopraccennata, deve avere altra origine. Lo spiralismo è generalmente ritenuto come uno stato di primitività (Naegeli) nella struttura fiorale; la disposizione verticillata dei membri dei fiori più evoluti sta anche in rapporto col raccorciamento estremo del loro asse: qui dove l'asse fiorale s'allunga, assumendo anche per questo un carattere che ricorda i germogli vegetativi, non è improbabile che l'accenno di spiralismo indichi una lontana tendenza al ritorno verso la disposizione isolata delle foglie, propria delle regioni vegetative della medesima pianta. Sono stati trovati tre casi, costituenti l'anomalia dell'anomalia, in cui, apparentemente, il primo verticillo presenta tre carpelli con tre nastri stilari quasi ugualmente lunghi. Ma la foglia soprannumeraria è perfettamente riconoscibile perchè la sua parte ovarica è molto ristretta e quasi incastrata tra i margini delle altre due foglie carpellari: è facile vedere ch'essa non è altro che una foglia del secondo verticillo spostata in basso e conservante tuttora la disposizione alterna che le compete rispetto alle foglie del primo verticillo. Che la foglia spostata assuma una lunghezza quasi uguale a quella delle foglie del primo verticillo, mentre la sua compagna rimane, come ordinariamente, a stilo assai più corto, non è che una debole manifestazione quantitativa di un fatto che talvolta, assumendo carattere qualitativo, è molto interessante; che cioè il membro spostato assume totalmente o parzialmente la natura di quelli del verticillo in cui s'introduce, come, mi si permetta l'espressione, per una specie di mimetismo dell'intruso verso i nuovi compagni, e che può spiegarsi riflettendo che il membro, essendo stato spostato, viene a svilupparsi sotto le medesime condizioni governanti lo sviluppo del verticillo in cui s'è introdotto.

L'influenza dell'età e dello stato di nutrizione della pianta sui fiori ch'essa produce si fa sentire molto più notevolmente in

N. sylvestris che nella massima parte delle altre *Nicotianae*: la grandezza dei fiori notevolmente declina andando da quelli della infiorescenza apicale a quelli delle laterali; i più piccoli sono quelli che si svolgono in fine stagione su piante già vecchie di due anni. Qui sotto ho messo a confronto dati medî relativi a misurazioni in mm. di 20 fiori d'inflorescenza apicale di piante normali di primo anno (1ª riga), e di 20 fiori di piante normali di 2° anno vicine a morire (2ª riga).

Altezza massimo sepalo	Altezza tubo corolla	Larghezza massima tubo corolla	Altezza gineceo	Larghezza media fauce	Dimensioni caratteristiche del lembo corollino (vedi figura 52)		
					R	B	A
18,2	86,8	7	83,5	3,5	11,8	14,3	10,6
13	62,5	5,5	61	2,5	7,5	10,7	8

Questa influenza come si esercita sui fiori della specie, così pure si esplica sulle parti caratteristiche della sua variazione pistillodica e riferisco quì sotto dati biometrici relativi ai caratteri già presi in considerazione a pagg. 206 e 210, ma raccolti questa volta su 702 ginecei degli ultimi fiori prodotti da piante anomale in

Fig. 52. — Lembo corollino di *Nicotiana sylvestris* con la indicazione delle dimensioni caratteristiche utilizzate nella comparazione suesposta:



A) altezza media dei lobi;
B) base media dei lobi;
R) larghezza della corona circolare inscrivibile nel lembo.

avanzato stato di vecchiezza. Il numero dei ginecei presi in considerazione, essendo notevolmente minore di quello considerato in precedenza, i risultati non sono completamente paragonabili, ma le differenze che si tratta di apprezzare sono così rilevanti da poter ritenere questo confronto sufficientemente approssimativo. Per il numero dei carpelli si ha:

VARIANTI	6	7	8	9	10	11	12
FREQUENZE	131	242	135	44	130	4	16

da cui si vede che il maggior numero dei casi tende a spostarsi verso le varianti più basse, fermo rimanendo tuttavia il 6 come numero minimo dei carpelli; la moda principale, spostata, cade

sul 7, numero dispari la cui singolare frequenza era già stata vista nei ginecei ben nutriti: la media è tuttavia 7,8 cioè vicinissima all' 8; l' indice di variabilità è 1,49.

Per le lunghezze delle parti emergenti al disopra dell'androceo (gineceo e 1° carpoforo) si ha, in mm.:

Classi	21	23	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
Frequenze	1	1	1	1	1	2	4	5	6	6	6	10	19	20

Classi	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53
Frequenze	18	32	20	50	30	32	44	30	72	38	20	28	20	36	32

Classi	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66
Frequenze	24	24	6	16	12	6	8	4	4	5	4	2	2

Anche qui si osserva lo spostamento delle maggiori frequenze verso altezze minori, ma anche qui è curioso osservare che ciò avviene senza che si sia riuscito a spostare, nel limite delle osservazioni, il valore minimo di questa altezza: mentre essendosi spostato il valore massimo, l'ampiezza della variazione è anche qui notevolmente diminuità. La massima frequenza cade sui 47 mm., la media è 46,7, l'indice di variabilità è 7,08. Pure non volendo dare, per le ragioni accennate, troppo peso a questi dati, noteremo per ambedue i caratteri la diminuzione dell'indice di variabilità: in questo caso sembra provato che la variabilità diminuisca in condizioni di sviluppo sfavorevoli. La diminuzione dell'altezza dei ginecei, simultanea alla diminuzione del numero dei loro carpelli, come pure la tabella di correlazione costruita anche con questi dati, e che non si riproduce, riconfermano quanto si è detto in proposito a pagg. 211-212. I poligoni relativi sono riportati nei diagrammi e, coi soliti metodi di riduzione, posti a confronto con quelli riguardanti i ginecei di piante giovani studiati in precedenza.

Ma quel che più m'interessa di rilevare è che quando lo stato di deperimento causato da vecchiaia viene a coincidere con inclemenza di stagione autunnale, si hanno, nella *N. sylvestris* tipica, assai frequenti casi di virescenza e proliferazioni floripare da me descritte in altro citato lavoro e di cui qui ricordo soltanto la particolare propensione verso l'ecblastesi carpidica. Era interessante determinare quello che avveniva ponendo sotto condizioni analoghe, determinate dal doppio fattore della stagione e dell' età, le piante della varietà pistillodica il cui gineceo pre-

senta già una tendenza costituitiva alla virescenza ed uno stato di proliferazione centrale con caratteri di carpellomania. Il risultato fu che soltanto entro limiti assai ristretti si ebbe la sovrapposizione di un'altra anomalia, acquisita per azione d'ambiente, a quella stabilmente radicata nel patrimonio genetico della pianta. La virescenza congenita si è intensificata essendo comparsi lunghi peli fittissimi pluricellulari, non glandolari, che, dai casi più lievi ai più intensi, cominciano a comparire andando dalla base del carpoforo fin verso l'apice dei carpelli che perdono le papille e la facoltà di secernere umore viscoso. Anche gli ovuli pistillodici divengono pubescenti e perdono la facoltà di produrre ovuli di second'ordine; continuano a vedersi ovuli di prim'ordine poco modificati. La maggior parte di questi ginecei rimangono piccoli, i più grandi fra essi mostrano un maggiore allungamento degli ultimi carpofori; ma, quanto alla proliferazione, non si ha neppur l'accenno dell'ecblastesi floripara, e per la diafisi che già vi esiste, dobbiamo notare una tendenza alla diminuzione invece che all'aumento nella produzione seriale dei verticilli, avendosi, in tali condizioni, generalmente 6 e mai più di 8 carpelli, esagerandosi dunque soltanto il fatto già visto nei casi or ora studiati, riferentisi alla fase di stanchezza di piante anomale invecchiate durante la buona stagione. In complesso, anche in queste condizioni, i tratti fondamentali dell'anomalia ereditaria predominano assolutamente. In particolar modo la nessuna tendenza all'ecblastesi in questi fiori (per cui essi conservano, in questo particolare, il carattere di germoglio florale, di cui la soppressa facoltà d'emissione di gemme ascellari è una delle più salienti caratteristiche) è altra prova del loro scarso grado di virescenza, così bene stabilito, da non subire un veramente notevole incremento neanche sotto quelle medesime condizioni che pur son valevoli a farlo insorgere *ex-novo* nella forma tipica di *N. sylvestris;* e ciò conferma ancora una volta la notevole differenza fra questa e la sua varietà pistillodica, e la stabilità speciale delle più salienti caratteristiche di quest'ultima. Neanche le diafisi floripale, che, nelle condizioni indicate, possono insorgere in *N. sylvestris* tipica, stabiliscono somiglianza tra i fiori di questa e quelli della forma pistillodica, appunto per la natura unicamente e costantemente carpellare dei verticilli soprannumerari così caratteristici di quest'ultima.

Invero io non lascerò questa trattazione morfologica senza prima aver richiamato l'attenzione sulla estrema rarità della ripetizione di cicli carpellari consecutivi e cioè non inframmezzati

da verticilli fiorali d'altra natura. È tuttavia da notare che la famiglia delle Solanacee è una delle meno aliene da questo fenomeno: nell'ambito del medesimo genere *Nicotiana*, la teratologia registra il caso di *N. quadrivalvis* che dette ginecei complessi formati di 2-3 cerchie carpellari di cui le interne eran talora omomere e alterne con l'esterna normale, oppure limitate a pochi carpelli (1). Harris (2) e Worsdell (3) ricordano che verticilli soprannumerari di carpelli posson trovarsi in *Lycopersicum*. Nel *Capsicum* studiato specialmente da Mottareale (4), Halsted (5), Harris (6) e da molti altri, si può avere un piccolo frutto incluso nel frutto normale ed originato dall'apice dell'asse, come pure altre forme di diafisi fruttipara. Anche nella *Petunia*, studiata dal Godron (7) e dal Molliard (8), sembra essere stata osservata duplicazione del gineceo per proliferazione mediana. In *Digitalis purpurea* Massalongo (9) descrive una plejotassia del gineceo, ritrovata poi nella stessa specie anche da De-Toni (10). Secondo il citato Harris e secondo Muller (11) fenomeni non dissimili si hanno in *Passiflora*. Una specie non molto lontana dalle *Passifloracee* attira in special modo la nostra attenzione perchè anche notevolmente propensa alla pistillodia ovulare: *Carica Papaya*, studiata oltre che dal più volte citato Bernad, anche dal Prain (12), dal Muller (11) ecc., che presenta spesso un piccolo frutto, incluso nel primo, originantesi per la formazione d'un verticillo soprannumerario, alterno col primo, all'apice dell'asse fiorale anor-

(1) PENZIG, *Pflanzenteratologie*. Vol. II, p. 177 (1894), Genua.

(2) J. A. HARRIS, *Prolification of the fruit in « Capsicum » and « Passiflora »*. « Missouri Bot. Gard. », 1906, pp. 133-145 con 3 figure.

(3) Loc. cit., p. 89.

(4) « Annali della Scuola Superiore di Agricoltura di Portici », 1904.

(5) B. D. HALSTED, *Intra-Carpillary Pistils and other floral Dérangements*. « B. Tor. B. C. », vol. 18, New York, 1891, pp. 246-249, tav. 221.

(6) Loc. cit.

(7) Riportato in PENZIG, *Pflanzenteratologie*. II, p. 180 (1894).

(8) MOLLIARD, *Sur la formation du pollen dans les ovules de Petunia Hibrida*. « Rev. gén. de Bot. », t. VIII, 1896, p. 49-58.

(9) MASSALONGO, *Reminiscenze teratologiche*. « Bull. Soc. Bot. It. » 1916 N. 5 p. 71-72 fig. 6 e 7.

(10) DE TONI, *Rassegna di mostruosità fiorali*, ecc. « Acc. Sç. Lett. Moderna » ser. 3ª, vol. XII, pp. 5 e seguenti, estratto.

(11) MULLER, *Frucht in Frucht vom Carica Papaya*. « Flora », 73 Jahr, Marburg, 1890, pp. 332-333.

(12) D. PRAIN, *A case of plehjotaxy of the Ginaecium* « Proc. As. Soc. Bengal. », 1895, Calcutta, 1896, pp. 196-198). Rec. in « Rev. Gén. Bot. », Paris, 1906, XVIII, p. 131 e in « Bot. Jahr. », 1897, II, p. 290.

malmente allungatosi e dove, a quanto riferisce Harris, Urbina (1) ha trovato un caso particolarmente complesso interpretabile come la sovrapposizione di tre verticilli formati di 5 carpelli ciascuno. Sembrano appartenere alla medesima categoria di fatti quelli trovati dal Prain (2) in ginecei proliferi di *Oryza sativa* i cui fiori mostrano 4, più spesso 5, talora 6 o 7 ovari, come pure i fatti riportati dal Worsdell relativi a *Cerastium quaternellum* (3), *Erica Tetralix* (4), *Tulipa Gesneriana* e *Tulipa sylvestris* (5). O. Beccari parla di una forma anomala di *Claeis guineense* con carpelli soprannumerarî sviluppantisi intorno all'ovario, come si osserva non di rado anche in *Areca Catechu* (6). Vandendries riferisce a formazione di un nuovo piano di carpelli l'incapsulamento di silique trovato in alcune crocifere (7). È da ricordarsi peraltro, ancora una volta, che per omologare casi di duplicazione del gineceo con quello della nostra *Nicotiana sylvestris* si richiede che i carpelli succedentisi si originino da abbozzi fogliari distinti, in cicli separati da manifesti internodi, il che è provato nel modo più evidente quando, come nel nostro caso, questi cicli mostrano successione alterna; quando cioè si verifica il medesimo fatto trovato dal Grélot per la corolla di *Veronica prostrata* (8) e. anche per la corolla, ritenuto rarissimo. Non han nulla che fare col nostro caso gli sdoppiamenti tangenziali e laterali dei carpelli, nè le apparenti plejotassie derivate da metamorfosi di verticilli prossimi a quelli considerati. Nei fatti sopracitati, accidentali e molto variabili, spesso accompagnati da moltissime altre anomalie (e perciò anche poco paragonabili col nostro), va pure notato che si tratta generalmente della produzione di un solo o di pochi verticilli soprannumerari; solo nel caso del riso di Prain si giunge fino alla ripetizione di 7 ovari. Noterò in-

(1) « La Naturaleza », n. 3, 359-360, anno 1900, riportato da Harris, loc. cit.

(2) Prain, *Note on double Rice.* « Proc. As. Soc. Bengal. » 1895 Calcutta 1896 p. 65-66. Rec. in « Bot. Jahr. » 1897, II, p. 289 e in « Rev. gén. Bot. », Paris, 1906 p. 131.

(3) Worsdell, loc. cit., II, p. 89.

(4) p. 103.

(5) pp. 60 e 89.

(6) Beccari, *Contributo alla conoscenza della Palma a Olio.* « L'Agricoltura Coloniale » VIII, 1914, p. 22, in nota.

(7) Vandendries, *Note sur des pistils tératologiques chez Cardamine pratensis* « Bull. Soc. roy. Bot. Belgique » XLVII, 1910, p. 351-359, I Tav.

(8) Grelot, *Notes teratologiques sur la Veronica prostrata L.* « Revue gén. de Botanique », Paris, t. II, pp. 5-17, anno 1889.

fine che van tenuti distinti quei casi in cui la ripetizione consecutiva di verticilli è un fatto a sè stante, da quelli in cui esso risulta come deviazione accidentale, per semplificazione d'altra anomalia più complessa: un caso estremo di un fenomeno più largo quale è quello della proliferazione floripara tipica, dove il fatto fondamentale è la ripetizione d'un fiore che può gradualmente ridursi fino al solo gineceo, nel qual caso però è frequente che dopo la formazione del gineceo secondario si formino altri cicli non carpellari. Ho altrove illustrato per *N. Tabacum*, questi casi derivati conducenti all'incapsulamento di ovari; aggiungerò che analoghe osservazioni ho fatto in *Antirrhinum majus* ove le proliferazioni centrali, spesso totalmente endocarpiche, portano a casi di gineceo primario includente un ovario secondario, formatosi subito dopo e col quale si trova a immediato contatto, la faccia interna del primo combaciando con la esterna del secondo, il quale può anche prolungarsi in uno stilo esattamente inguainato nello stilo del primario. Solo una vasta ricerca statistica può dire se tali fatti sono derivati od autonomi come nella nostra *Nicotiana sylvestris*, ove i verticilli soprannumerari sono completamente e sempre di natura carpellare.

Ho già detto che le caratteristiche di questa variazione sono quasi totalmente concentrate nel gineceo: all'infuori di esso c'è solo una piccola particolarità, anch'essa perfettamente costante, alla base del tubo corollino, nascosta dal calice e consistente in una specie di raggrinzamento che interessa per circa 3 mm. la base del tubo stesso e corrisponde alla lunghezza del carpoforo situato all'interno. Questa alterazione è accompagnata da una maggior gracilità della parte inferiore del tubo corollino, e sembra stare in rapporto con le particolarità di sviluppo del gineceo. Probabilmente il raggrinzamento porta ad un lievissimo raccorciamento del tubo, del tutto inapprezzabile ad occhio e che non fu ritenuto meritevole di ricerca biometrica.

***

L'aspettativa di qualche seme dalle piante anomale andò, come dissi, completamente delusa, restando impossibile studiarne la discendenza diretta, appunto in causa della loro irremovibile anomalia. Ma s'era visto ormai che il loro ottenimento da seme di piante esteriormente normali era cosa frequente, nella generazione del 1919 essendosi avute 19 piante anomale su 84, cioè nella proporzione del 22,6%. Per cui si preparò un esperimento inteso

a far luce sulla natura genetica della variazione utilizzando anche, per alcune fecondazioni, il polline delle piante anomale che è perfettamente attivo. Si presero a caso 7 piante normali, fra le 65 che si avevano a disposizione, provenienti tutte, come ripeto, da una sola madre autofecondata, e si scelsero, su queste, 14 fiori (due per ciascuna pianta) di uguale sviluppo : 7 fiori (uno per ciascuna pianta), vennero autofecondati; gli altri 7, opportunamente castrati, vennero fecondati col polline della più robusta fra le 12 piante provenute dalla riproduzione vegetativa del primo individuo anomalo scoperto nel 1918. In altri termini, venne incrociata la forma normale della generazione 1919 con la forma pistillodica della generazione precedente, la quale trovavasi, perciò, al suo secondo anno di vita e di fioritura. Volevo ottenere una doppia serie di semi la quale, con tutte le limitazioni che subito farò, avrebbe potuto permettere di rilevare anzitutto le differenze esistenti nella potenza ereditaria degli individui normali, comparati fra loro, rispetto all'anomalia in essi eventualmente latente e manifestabile solo per via di seme; e poi avrebbe permesso di vedere se la pianta pistillodica ha in sè, e trasmette col polline, una maggiore attitudine a riprodurre la sua stessa forma: se cioè il polline della pianta anomala ha, rispetto all'anomalia, maggior potenza ereditaria del polline normale, traducentesi in una maggior percentuale di piante anomale ottenibili nella discendenza di piante normali da esso fecondate. L'esperimento era impiantato in modo da trovarsi, per quanto è possibile, in condizioni di perfetta paragonabilità. La serie dei semi prodotti nelle 7 piante per auto-fecondazione avrebbe risposto al primo quesito; i semi prodotti nelle 7 piante da fecondazione incrociata, ma usando il polline di una sola pianta anomala, confrontati fra loro e confrontati coi corrispondenti autofecondati, avrebbero risposto insieme al primo e al secondo questito. Tutto ciò, s'intende, mediante lo studio delle percentuali di anomalia delle piante da loro ottenute. Ma, prima di esporre i risultati, dobbiamo giudicare il loro valore criticandone l'origine, in sè stessa e nelle condiizoni pratiche da cui dipende.

Ho detto che un gineceo di *N. sylvestris* può contenere anche più di 4500 ovuli; ma nella maggior parte dei casi sono in numero minore, specialmente negli ultimi ginecei prodotti. Prendendo come media 3500 ovuli e considerando che una pianta coltivata in ottime condizioni può dare anche più di 800 fiori nel primo anno di vita soltanto, ma che, in media, questi possono calcolarsi a 700, considerando ancora che, secondo mie determinazioni, una teca

anterica contiene da 22 a 24 mila granelli di polline (e forse questa cifra pecca in difetto) possiamo in complesso calcolare poco meno di 165 milioni di gameti prodotti dalla pianta in un anno di vita. I semi ottenibili sono sempre meno degli ovuli prodotti anche perchè alcuni degli ultimi fiori non fruttificano, dunque, anche se fosse possibile, per ipotesi, di fare sviluppare in piante i due milioni o poco più di embrioni ottenibili al massimo, alla cui formazione hanno contribuito circa 4 milioni di gameti, si vede che anche così si studierebbe una piccolissima parte dei gametti prodotti da una sola pianta. E una tale piantagione, anche fitta, non coprirebbe meno di 100 ettari di terreno. Quando, come nei nostri esperimenti, ci si basa su poche centinaia di piante occorre considerare che queste non possono rispecchiare che in un modo molto parziale e imperfetto il vero stato delle cose.

In tutti questi anni di ricerche io ho potuto studiare soltanto 2704 piante di *N. sylvestris*, e tuttavia le suesposte considerazioni non demoliscono affatto i risultati che sto per esporre, solo li riducono al loro giusto valore. La natura stessa dei risultati influisce sul loro grado di attendibilità ed i risultati ottenuti in questo esperimento, sebbene condotto in proporzioni ridottissime, furono particolarmente categorici. Va ricordato in proposito che la base statistica necessaria per stabilire con sufficiente grado di attendibilità per es. una data percentuale, varia con l'entità della percentuale stessa: per stabilire che un fatto si verifica per es. circa una volta su 1000, occorre un numero molto maggiore di osservazioni che non nel caso che il fatto si verifichi approssimativamente 25 o 50 volte su 100. Nel paragone di due fatti, il rilievo di tenui differenze richiede certo una migliore osservazione che non il riconoscimento di differenze amplissime. E dal punto di vista della pratica condotta d'una esperienza, errerebbe chi credesse preferibile sotto ogni riguardo, per queste ricerche, una pianta che producesse un piccolo numero di gameti. Gli inconvenienti che derivano dal non aver raggiunto il *grande numero* di osservazioni sono indipendenti dalla questione se questo grande numero non siasi potuto raggiungere per condizioni intrinseche o estrinseche.

Ciò considerato, passo alle culture: i frutti ottenuti da fecondazione artificiale sono in questa pianta più piccoli e contengono meno semi di quelli svoltisi naturalmente, e ciò per causa soprattutto della sfavorevole influenza dei mezzi di protezione posti in opera contro la fecondazione libera. Il numero minimo dei semi osservati in tali frutti è 2850. Di questi semi alcuni non ger-

minano o la germinazione non va oltre l'emissione della radichetta. La scarsa germinabilità dipende da molti fattori poco noti: vi influisce anche la natura della terra cui i semi vengono affidati. Nate le piantine, una infinità di cause avverse, biologiche e non biologiche, ne riducono enormemente il numero, altre muoiono nel trapianto; poche giungono a fiore. E tuttavia, ristrettezza di mezzi mi ha costretto a porre in osservazione, nel 1920, la discendenza di solo 4 delle 7 piante in cui l'esperimento era stato preparato, il rimanente fu studiato nel 1921. La varia vicenda di queste avversità, è la causa delle differenze nell'entità numerica delle discendenze studiate. È un grave inconveniente che nessun segno sveli questa variazione fin dal semenzaio, o almeno in età giovanile, ed occorra attendere il fiore.

A fioritura avanzata la pianta anomala ha tuttavia un aspetto caratteristico: in una pianta di *N. sylvestris* normale opportunamente coltivata la fioritura può andare dalla fine di maggio alla metà di novembre, ma con periodi di sosta o di rallentamento notevole, essendo ben presto paralizzata dalla fruttificazione. Ed appunto la cosa che più colpisce in queste piantagioni quando si osservino circa tre mesi dopo l'inizio della fioritura (che procede del resto assai irregolarmente essendovi piante che fioriscono prima, altre dopo con un divario anche maggiore di sessanta giorni) è che le piante normali già cariche di frutti hanno momentaneamente cessato o quasi di fiorire, le anomale sono continuamente in piena fioritura. La fioritura riprenderà nelle piante normali, sopratutto per opera di altri germogli ascellari che produrranno, come s'è detto, fiori un po' più piccoli e via via sempre più declinanti. Questo declinare, nelle piante anomale non si avverte se non proprio in autunno. Ciò si spiega assai facilmente: siccome i fiori sono sterili e caduchi, la pianta non va soggetta a quell'esaurimento di forze che nelle normali è causato dalla necessità di portare a maturazione tanti frutti con tanti semi, e che ciò sia, lo prova il fatto che la pianta anomala si comporta precisamente come una normale cui s'impedisca la fruttificazione, togliendo i fiori man mano che i ginecei vengono fecondati.

Anche nelle apposite esperienze condotte da Goodspeed e Clausen (1) in *N. Tabacum* e suoi ibridi questa rimozione di fiori ha fatto sì che gli ultimi prodotti avessero all'incirca le stesse dimensioni dei primi. Questo medesimo fatto della continuativa e più

(1) GOODSPEED e CLAUSEN, « American Journal of Botany », vol. II, n. 7, pp. 332-373. Rec. in « Bull. Ist. Int. Agr. », Roma, novembre 1915 p. 1545.

abbondante fioritura e della meno rapida diminuzione nelle dimensioni dei fiori ho sempre osservato anche negli ibridi sterili di *Nicotiana* e vi contribuisce certamente la medesima causa. Per questi motivi la forma pistillodica nella *Nicotiana sylvestris* dà un numero di fiori molto maggiore della normale, e questa fastosa profusione di fiori la rende ancor più ornamentale della sua forma tipica, che è la più bella fra le *Nicotianae*.

Giunte dunque le piante a fioritura, si vide che la discendenza delle 7 madri considerate era così costituita:

Numero 1.

Discendenza ottenuta da autofecondazione		Discendenza ottenuta da fecondazione con polline di pianta anomala	
Totale piante 401		Totale piante 230	
Anomale 109	Normali 292	Anomale 111	Normali 119
per cento d'anomalia 27,2		per cento d'anomalia 48,3	

Numero 2.

Discendenza ottenuta da autofecondazione		Discendenza ottenuta da fecondazione con polline di pianta anomala	
Totale piante 216		Totale piante 244	
Anomale 76	Normali 140	Anomale 110	Normali 134
per cento d'anomalia 35,2		per cento d'anomalia 45,1	

Numero 3.

Discendenza ottenuta da autofecondazione		Discendenza ottenuta da fecondazione con polline di pianta anomala	
Totale piante 328		Totale piante 345	
Anomale 0	Normali 328	Anomale 0	Normali 345
per cento d'anomalia 0		per cento d'anomalia 0	

Numero 5.

Discendenza ottenuta da autofecondazione		Discendenza ottenuta da fecondazione con polline di pianta anomala	
Totale piante 149		Totale piante 115	
Anomale 46	Normali 103	Anomale 46	Normali 69
per cento d'anomalia 30,8		per cento d'anomalia 40	

Numero 6.

Discendenza ottenuta da autofecondazione	Discendenza ottenuta da fecondazione con polline di pianta anomala
Totale piante 167	Totale piante 69
Anomale 35 Normali 132	Anomale 27 Normali 42
per cento d'anomalia 20,9	per cento d'anomalia 38,3

Numero 7.

Discendenza ottenuta da autofecondazione	Discendenza ottenuta da fecondazione con polline di pianta anomala
Totale piante 158	Totale piante 66
Anomale 38 Normali 120	Anomale 39 Normali 27
per cento d'anomalia 24,1	per cento d'anomalia 59,1

La cultura della discendenza della pianta n. 4 fu disastrosa perchè una cattiva manutenzione del semenzaio uccise quasi tutte le piante: la *N. sylvestris* è molto delicata e soffre per le menome cause avverse; muore assai facilmente per una alterazione che interessa la parte inferiore dell'asse del germoglio, oppure per marcimento delle radici. Nel clima di Perugia il freddo invernale ucciderebbe una parte delle piante se non si proteggessero in serra. E, malgrado ogni cura, non mi è riuscito di portar nessuna pianta oltre il terzo anno di vita; così, prima della fine del 1920, morirono tutte le 12 piante provenienti dal frazionamento della prima pistillodica, trovata nel 1918. In ogni modo, anche i risultati del n. 4 saranno utili, se non altro, a stabilire che questa pianta è del medesimo tipo di quelle n. 1, n. 2, n. 5, n. 6 e n. 7.

Numero 4.

Discendenza ottenuta da autofecondazione	Discendenza ottenuta da fecondazione con polline di pianta anomala
Totale piante 46	Totale piante 23
Anomale 19 Normali 27	Anomale 18 Normali 5

Rinunzio a dare le percentuali, chè in questo caso non avrebbero valore.

Siamo ora in grado di trarre conclusioni da tutto il complesso di queste ricerche e di riconoscere il valore genetico di questa variazione. Che non si trattasse di *eversporting*, cioè del prodotto di semilatenza o semiattività di caratteri, era già indi-

cato dal fatto, su cui non insisterò mai troppo, della nettissima separazione delle forme normali da quelle anomale e dell'assoluta fedeltà di queste ultime ai loro caratteri. A tal proposito potrebbe pensarsi che le reiterate riproduzioni vegetative da me praticate non potevano avere altro esito circa la ripetizione dei caratteri, perchè suol dirsi che le riproduzioni vegetative perpetuano sempre fedelmente i caratteri anche aberranti dell'individuo, considerandosi gli organismi indipendenti così separati come membri dell'individuo stesso, per cui furono anche dette « riproduzioni conservative ». Ma io faccio osservare che negli *eversporting*, appunto i membri di uno stesso individuo possono esser diversi fra loro; e che questa assoluta uniformità delle piante provenienti da riproduzione vegetativa, e questa perpetuazione di caratteri per via agamica, non possono esistere, e non esistono difatti, neanche sotto identiche condizioni di ambiente, se non quando le prospettive ontogenetiche dell'individuo riproducentesi sono univocamente determinate; ciò che appunto non avrebbe potuto essere nel caso della semiattività dei caratteri quale sembra doversi ammettere nelle *eversporting varieties*. La verità è che anche la riproduzione agamica ha un comportamento complesso, che non può condensarsi in una formola semplicista. Così a proposito degli ascidî di *Saxifraga crassifolia*, Baccarini ha visto che le stesse talee di foglie (che in questa pianta riescono facilmente) danno piante normali anche se provenienti da foglie ascidiate, e chiama effimere tali anomalie (1). Nelle fasciazioni di *Bunias orientalis* precedentemente studiate dal Pirotta e dal Puglisi (2) il Baccarini stesso (3) rileva che i medesimi individui nel primo anno di fioritura molto fasciati, tornano nell'anno seguente al tipo normale e nota che questa tendenza a normalizzazione, già osservata da Pirotta e Puglisi, sembra anzi, « più rimarchevole in quegli individui che hanno subìto le deviazioni maggiori ». Perciò l'argomento tratto dalla fedeltà al carattere anomalo in condizioni svariate di nutrizione e attraverso reiterate riproduzioni vegetative (attuanti le potenzialità nascoste nel maggior numero possibile di gemme) conserva tutta

(1) « Bollettino Società Botanica Italiana », 1909, p. 220, processo verbale.

(2) M. Puglisi, *Contributo alla Teratologia vegetale*. « Ann. Bot. », vol. IV, 1906, p. 293.

Pirotta e Puglisi, *L'eredità della fasciazione del Bunias orientalis*. « Ann. Bot. », vol. XII, 1914, pp. 345-360, t. III-VII.

(3) P. Baccarini, *Sulle fasciazioni di Bunias orientalis*. « Nuovo Giornale Botanico Italiano », 1919, n. 3, pp. 178-193.

la sua forza malgrado le pregiudizievoli idee correnti in proposito: esso basta, secondo me, quando sia verificato con sufficiente ampiezza, a dare indizî contro l'ipotesi dell'*eversporting*, pur restando affidata ogni ulteriore decisione allo studio delle discendenze ottenute per via sessuale. L'essenza delle *eversporting varieties* sta nel poter considerare nei varî individui che le compongono il più ed il meno dell'anomalia o dei loro qualsiasi caratteri varianti, cioè la gradualità della loro esplicazione che permette di erigere una scala di valori e di tipi, la perpetua commutabilità o reversibilità di questi tipi gli uni negli altri e l'impossibilità d'estrarre, dai loro complesso, razze pure di un estremo o dell'altro. Così è per le fasciazioni, ove è sempre possibile distinguere steli più o meno bene fasciati e piante con più o meno di questi steli; così è per i fiori più o meno variegati, così per le torsioni, ecc. Nulla di ciò nel nostro caso ove, data la somiglianza perfetta degli individui aberranti, non possiamo fare che una sola distinzione: piante normali e piante anomale.

E per quel che riguarda la discendenza, il caso ha voluto che la scelta delle sette piante madri fosse particolarmente felice appunto perchè, in così esiguo numero, si è trovata una progenie, e precisamente la terza, che getta viva luce su tutto il fenomeno e riduce ad una sola la possibilità di spiegazione di questo comportamento ereditario.

Trattasi di *mutazione in massa*, conseguente a semimutazione o mutazione unilaterale, cioè a formazione di *semimutanti*, detti anche ibridi di mutazione, la cui mutazione nascosta si rende visibile in larga misura nella discendenza in seguito alla loro scissione mendeliana.

Esempio tipico di tale fenomeno, la cui natura è stata così chiaramente spiegata da Hugo De-Vries, si ebbe nella genesi della forma *nanella* da *Oenothera Lamarckiana mut. gigas* (1). Questo comportamento medesimo è stato riscontrato da parecchi autori, e De-Vries stesso ne ha trovati numerosi altri casi che ha raccolto in una recente trattazione dell'argomento (2). Io mostrerò ora come i fatti che ho posto in luce in *Nicotiana sylvestris* si accordino con quelli che la teoria prevede. Si considera che il fenomeno della mutazione avvenga prima della fecondazione, riguardi cioè i ga-

(1) Hugo De-Vries, *Oenothera gigas nanella, a Mendelian mutant.* « The Botanical Gazette », vol. LX, 1915.

(2) Hugo De-Vries, *Halb-Mutants und Massenmutations.* « S. a. d. Berichten d. Deutschen Bot. Gesellschaft », 1918, B. XXXVI, Heft 4, estratto.

meti isolatamente. Quando i caratteri nuovi sono recessivi rispetto a quelli del tipo originario, com'è d'ordinario, la formazione di una pianta palesemente anomala richiede la coniugazione di due gameti mutanti. La coniugazione di due gameti normali, come quella di un gamete mutante con uno normale, conduce a piante somaticamente normali; ma nel secondo caso, cioè nel caso di piante eterozigote, la normalità è puramente esteriore: sono queste che diconsi semimutanti o ibridi di mutazione: la loro mutazione è celata e si paleserà nella discendenza secondo le leggi della scissione mendeliana, conducente a formazione di piante anomale, semimutanti e normali nella proporzione dell'1:2:1 e cioè alla improvvisa manifestazione del 25 % di mutanti, che costituisce appunto la « mutazione in massa » del Bartlett, cioè la mutazione in una proporzione molto superiore a quella originaria, primitiva, che si vede, nella massima parte dei casi, mantenersi atorno o al disotto dell'uno per cento. È una mutazione derivata, da altra precedente inavvertita.

Anche in questo tabacco le piante normali non sono equivalenti tra loro: sebbene non distinguibili, vi sono fra esse le semimutanti e l'andamento delle ricerche è dipeso dal fatto che la sola pianta presa nel 1918 per la riproduzione era, per caso, una semimutante nella cui discendenza comparvero infatti (anno 1919) piante anomale nella misura del 22.6% assai prossima a quella teorica del 25%. Se a riproduttrice avessi preso una normale omozigota, simile alla n. 3 del 1919, probabilmente non avrei avuto motivo di continuare l'esperienza. Ma anche questa felice congiuntura trova ragione: in una discendenza in mutazione, i gameti mutanti, formandosi in numero esiguo, è più probabile la loro combinazione con gameti normali che non la combinazione fra loro, ed i semimutanti sono in conseguenza meno infrequenti dei mutanti completi, anche nella progenie d'un individuo del tipo originario, e perciò più facili a trovarsi. Una volta riusciti a por mano su un semimutante, la sua scissione mendeliana assicura la produzione di mutanti e semimutanti in larghissima misura, le piante del tipo originario rimanendo teoricamente ridotte al 25%: infatti una sola ne fu rivelata dalle discendenze studiate nel 1920. Per una analisi completa si sarebbe dovuto studiare la discendenza, non di sette sole, ma di molte delle piante filiate dal semimutante del 1918 per aver così la diagnosi di ciascuna di esse, decomporre il 77% d'individui normali nei due gruppi costituenti (omozigoti ed eterozigoti) e mostrarne la relativa entità numerica; ma a noi basta, per la nostra tesi, di aver mostrato la semplice esistenza di

questi due gruppi e la diversa costituzione genetica di queste piante normali, esteriormente simili, ma nascondenti due tipi diversi, ben nettamente delimitati. Prescindendo, pel momento, dai prodotti della fecondazione con polline di piante anomale e considerando solo i prodotti d'autofecondazione, possiamo sommare i dati concernenti i semimutanti del 1919 (compresi anche i dati scarsissimi relativi al n. 4) con quelli del semimutante 1918 e vediamo che nelle loro discendenze (studiate nel 1919, 20 e 21) si ebbero 342 piante anomale su 1221 con una percentuale del 28, non molto maggiore di quella teorica. Quanto alla pianta n. 3 non si è osservato nella sua discendenza nessun mutante, ma non è escluso ch'essa potesse generarne: una pianta normale, pur non essendo essa stessa semimutante, se appartiene a una discendenza in mutazione deve poter generare gameti mutanti ed ha perciò anche la possibilità di originare sia pur rare mutazioni totali: *Oenothera gigas* dà circa l'1-2% di questi mutanti; nella nostra pianta la discendenza, entro i limiti d'osservazione, s'è mantenuta normale e ciò fa credere che la frequenza dei mutanti sia ancora più bassa che nel caso di *Oenothera gigas nanella*. Meno rara, in queste condizioni, è, come s'è detto, la formazione di semimutanti, ma essi non potranno riconoscersi se non nello studio della discendenza di ciascuna delle piante filiate e, secondo la teoria, dovrebbero trovarsi in proporzioni minime, mentre la massima parte delle piante dovrebbe conservare le stesse caratteristiche ereditarie della pianta madre da cui provengono: ciò potrà verificarsi in seguito (1).

Ma questa pianta n. 3 che si ritiene derivata da coniugazione di due gameti normali ha dato anche una discendenza da fecondazione con polline di pianta anomala. La pianta anomala, essendo omozigota, e volendo applicare rigidamente lo schema mendeliano, deve ritenersi che produca tutti gameti mutanti: la sterilità degli ovuli impedisce di verificare in modo diretto questo punto, rende impossibile la mutazione completa come razza, cioè l'isolamento di una discendenza tutta costituita di mutanti. La sterilità degli ovuli tronca alla base la razza nascente, ma il polline può servire alla fecondazione di piante normali e tutte le volte che quesi gameti maschili trovano da combinarsi con uno femminile mutante, nasce una pianta anomala. Il fatto che nella discendenza della pianta n. 3 non si son trovate piante anomale, neanche nel gruppo de-

(1) Vedi nota a pagina seguente.

rivato da questa fecondazione, ci svela che tutti gli ovuli considerati avevano potenze normali e ci conferma la rarità della formazione dal puuro tipo originario di questi gameti mutanti cioè la rarità della mutazione primitiva o fondamentale. La mutazione è stata introdotta dal polline della pistillodica nelle piante di questo gruppo, ma la recessività del carattere mutante fa sì che rimanga nascosta. Tutte queste piante sono normali e irriconoscibili da quelle dell'altro gruppo, ma, dovendo essere tutte eterozigote, dovranno produrre un 25 % di piante anomale nella loro discendenza in seguito alla segregazione dei caratteri in esse latenti: anche questo potrà vedersi in seguito (1). Ma la verifica indiretta della natura dei gameti prodotti dalle mutanti dovrebbe essere data fin d'ora dai risultati delle fecondazioni operate col loro polline sui semimutanti: la teoria prevede che nella discendenza la proporzione dei mutanti debba salire dal 25 al 50 %. Nei nostri ristretti esperimenti si sono avute per tal via 351 piante anomale su 747 con una percentuale del 47,3, appena inferiore alla teoria. Tuttavia nella discendenza 2 e nella 5 la percentuale relativa ai prodotti d' autofecondazione essendo molto superiore a quella teorica, e l'altra rimanendo invece al disotto, le due cifre tendono ad incontrarsi. Ma da tali esperimenti, per le considerazioni già fatte, non possiamo aspettarci che risultati molto approssimativi: ci basta di avere sicuramente assodato che la fecondazione con polline di pianta anomala produce nella discendenza un sensibile aumento di mutanti. Del resto, nella genesi di *Oenothera nanella*, p. es., le cifre ottenute si discostano anche di più dalla teoria. Del capostipite di queste colture, allevato nel 1917, poso possiamo capire dalla ristretta discendenza che ne abbiamo studiao: su 62 individui uno solo era anomalo. Per questa bassa proporzione io propendo a credere che il capostipite non fosse un semimutante, ma che la mutante comparsa nella sua discendenza come pure la semimutante da cui si trassero i semi per la generazione successiva, rappresentino appunto esempi di

(1) E difatti anche questa conferma si è avuta, nel modo limitato che mi è stato consentito dai mezzi: ho preso a caso una sola pianta figlia del n. 3 provenuta da autofecondazione ed una sola provenuta dalla fecondazione del numero 3 col polline di pistillodica: le discendenze sono ancora in studio; ma dai dati finora raccolti si vede che mentre la prima discendenza è *totalmente immune* da mutanti (conservando perciò il comportamento della discendenza 3) l'altra dà il 20 per cento di mutanti – (*nota aggiunta durante la revisione delle bozze*).

quelle apparizioni poco frequenti nella discendenza del puro tipo originario in mutazione. Il fatto che i mutanti non danno discendenti diretti non può considerarsi un difetto di questo materiale: le semimutazioni o mutazioni unilaterali, generalmente precedono, per i caratteri recessivi, le mutazioni complete; quando la sterilità di queste rende la loro esistenza impossibile come razza, rimane una razza ereditaria soltanto di semimutazioni, che dà a questo fatto un particolare risalto. Questa naturale semplificazione di cose che rende più facile la dimostrazione del principio delle semimutazioni, non toglie però il grande interesse che avrebbe l'esperimento fisiologico tendente alla fecondazione di quegli ovuli d'apparenza normale che si formano nel gineceo di *N. sylvestris mut. pistillodica*, di cui potrebbe render possibile lo studio della discendenza diretta e probabile l'osservazione d'una ereditarietà assoluta, ciò che condurrebbe alla conferma diretta della natura omozigotica delle piante anomale, voluta dalla teoria.

Così, tanto per la curiosità morfologica dei fatti ivi riscontrati, quanto per il suo comportamento ereditario, questa discendenza pura di *Nicotiana sylvestris* da me studiata risulta veramente interessante. Il genere *Nicotiana* sembra invero molto propenso a fenomeni di mutabilità, e basti ricordare quelli interessanti e complicatissimi osservati da Klebs nelle sue belle ricerche su *N. Tabacum* (1).

Ma sulle cause di queste apparizioni non abbiamo che congetture.

***

Riassumendo:

In *Nicotiana sylvestris* è bruscamente comparsa una forma nuova, caratterizzata dal gineceo costituito di più verticilli carpellari consecutivi, con ovuli, in parte carpellodici, inseriti sulla pagina superiore dei carpelli. La sterilità del gineceo rende impossibile l'isolamento di mutanti in razza pura, ma la razza ereditaria permane fonte continua di semimutanti e di mutazioni in massa: è un altro esempio da aggiungersi ai parecchi già noti, e

(1) G. Klebs, *Über erbliche Blütenomalien beim Tabak*. Mit 16 Textfiguren und Tafel. « Zeitschrift für Induktive Abstammungs und Vererbungslehre ». XVII Band, 1917, fasc. 1-2.

che si son venuti segnalando via via con sempre maggiore frequenza, a sempre maggiore conferma delle scoperte di Hugo De-Vries.

Perugia (1), settembre 1921.

AGGIUNTA

Nel 1920, convintomi della natura *mutativa* del comportamento ereditario di questa mia *linea* di *N. sylvestris*, ne distribuii seme ad alcuni corrispondenti: volendo che riproducesse la mutazione *in massa* dovevo raccoglierlo da eterozigoti, e questi non distinguendosi dagli omozigoti normali, solo le indicazioni della teoria potevano essermi guida: *le piante normali provenienti da seme ottenuto da fecondazione operata con polline di pianta anomala, devono essere tutte eterozigote.* Poco importa se tale fecondazione fu operata su pianta omozigota normale o su pianta già di per se stessa eterozigota: nel 1° caso si otterranno tutte o quasi tutte piante normali, nel 2° se ne avrà il 50% (l'altra metà essendo anomala) ma in ambi i casi la loro normalità non dovrebb'essere che somatica e l'anomalia rivelarsi per disgiunzione nel quarto della discendenza (2). Avendo io stesso in corso un controllo pel 1° caso (Vedi nota a p. 258), per quest'altra prova fu preferito il 2° e da *individui normali delle discendenze di eterozigote* (N. 1 e N. 2) *fecondate con polline di pistillodica* furono assunti semi separatamente e separatamente distribuiti: se anche una sola di queste discendenze, purchè coltivata con sufficiente ampiezza, si

(1) Le culture su cui si basa questo lavoro furono eseguite in parte presso di me; in parte nel Laboratorio di Fitotecnia del R. Istituto Superiore Agrario al cui Direttore Prof. Alessandro Vivenza, che sempre ed in ogni maniera favorì le mie ricerche, esprimo tutta la mia gratitudine; ed in parte nell'Orto Botanico, per il che ringrazio vivissimamente il Professore Osvaldo Kruch che accolse e tollerò le mie invadenti culture. Infine mi è gradito ripetere anche pubblicamente i miei più sentiti ringraziamenti al Tecnico dell'Orto Botanico di Perugia, Signor Virgilio Guaitini, per le premurose e continue cure prodigate a tutte le mie culture sperimentali.

(2) Sarebbe stato meglio distribuire seme ottenuto da queste piante, non autofecondate, ma a lor volta fecondate con polline di pianta anomala, che avrebbe dato circa il 50% di mutanti; ma non ne avevo a disposizione in quantità sufficiente.

fosse mostrata normale, la rigidità dello schema mendeliano si sarebbe trovata in difetto.

Primo fra tutti, il pioniere massimo della nostra Scienza, Hugo de Vries, volle benevolmente accogliere la mia preghiera di controllare le mie affermazioni e potè concludere: « c'est donc bien ce que vous m'aviez prédit ». Dopo avere osservato « que l'herédité se conforme, ici aussi, à la loi mendelienne combinée à l'influence de la sterilité des ovules » soggiunge: « je considères votre race comme analogue à ma *Oenothera Lamarckiana brevistylis* » e rileva ancora l'analogia con la razza sterile di *Zea Mais* da Lui studiata. La cultura di Amsterdam fu di 36 individui: 29 normali e 7 mutanti = 19,5% di mutanti (Lettere 18-IX-1920; 24-VIII e 21-X-1921). Il Prof. Cavara, che tanto s'interessa di studî genetici e cui porgo i più sentiti ringraziamenti, ha fatto a Napoli una cultura di cui finora son fiorite 117 piante: 86 norm. e 31 mut. = 27,35% di mutanti (Lett. 17-XI-21). Il Prof. Cavara ha ricercato con molta attenzione se nelle mutanti comparivano fiori normali, con ovario eventualmente fecondo; ma con esito negativo, e ne conferma la decisa sterilità (Lett. 29-XI-21). Al Prof. Béguinot debbo una numerosa cultura in Padova, non ancor tutta fiorita: su 84 p., 65 norm. e 19 mut. = 22,6%. Anche il Béguinot conferma che, nei limiti delle sue osservazioni, « non ha trovato interferenza del tipo normale con l'anomalo, nè viceversa » (Lett. 17-IX e 24-X-21). Esprimo al Prof. Béguinot la più viva riconoscenza per il suo interessamento. Ringrazio sentitamente i Proff. Gola e Giglio-Tos per una cultura in Cagliari che mi risulta di 105 p., 80 norm. e 25 mut. = 23,8% (Lett. 25-X-21). A Scafati il R.° Istituto Sperimentale del Tabacco, diretto dal Dott. Donadoni, cui porgo le più vive grazie, fece, anche per interessamento del Prof. Lopriore, due culture, una da seme da me direttamente inviato, di 106 p., 84 norm. e 22 mut. = 20,7% (Lett. 13-VIII-21), l'altra da seme trasmesso da Lopriore, di sole 12 p. tra cui si videro alcune mutanti senza tenerne conto preciso, forse 4 o 5 (comunicazione orale). Il Donadoni ha avuto anche la cortesia di seguire la fioritura delle mutanti ed ha potuto confermare che tutti i fiori presentano le stesse caratteristiche, e la irreducibile sterilità delle piante (Lettera 27-X-21). La *N. sylvestris* da tempo coltivata a Scafati non presentò mai simile anomalia, come mi risulta, non tanto dalle poche piante che ho potuto coltivare io stesso da seme di quella provenienza, non solo dalle ripetute assicurazioni della Direzione di Scafati che nel 1921 ne fece apposita ricerca (Lett. 24-XI-20 e

27-X-21); ma anche da dichiarazione del Dott. Anastasia (Lett. 28-VII-20) al cui occhio indagatore tale variazione non sarebbe potuta sfuggire. Anche nell'Orto Botanico di Napoli la *N. sylvestris* già ivi coltivata non dava tale anomalia (comunicazione orale del Prof. Cavara). Il Prof. De-Toni, cui sono grato della cortesia usatami, mi ha coltivato a Modena e spedito i fiori di 16 piante, fra cui trovo 13 norm. e 3 mut. = 23,1%. Su questo materiale, come sulle piante da me stesso osservate a Scafati, ho potuto rilevare che la mutazione presenta le identiche caratteristiche viste a Perugia. Debbo alla gentilezza del notissimo Nicozianografo G. E. Anastasia una coltura iniziata a Sassari, in cui finora si è avuta la proporzione di 2 mut. contro 3 norm. (Lett. 24-X-21). Ringrazio pure infinitamente il Prof. Longo, che, in una coltura fatta a Pisa, ha trovato il 12 % di mutanti (Lett. 4-XI-21); ma non conosco il numero d'individui su cui si basa questa statistica. A Torino, l'illustre Prof. Mattirolo, da una coltura danneggiata dalla grandine, ha potuto avere in fiore un solo esemplare, e *tutti* i fiori prodotti, ch'Egli ebbe la gentilezza di verificare personalmente, presentavano le anomalie da me descritte (Lett. 6-XI-21). A Roma, infine, l'illustre Professore Romualdo Pirotta, aveva iniziato una coltura che la grandine quasi distrusse, quando già tuttavia Egli aveva potuto riscontrarvi la presenza delle mutanti da me descritte (Lett. 1-XI-21).

Riunendo soltanto le statistiche esatte, si hanno 469 piante di cui mutanti 109, nella proporzione cioè del 23,2 %: poco meno del teorico 25 %. *Tutte* le discendenze saggiate, han dato, nei più diversi ambienti, la medesima mutazione prevista: ciò è importante perchè il fatto morfologico più notevole che la caratterizza, la carpellodia ovulare, era stato trovato da me, a Perugia, in molte altre specie (*Datura Stramonium, D. Tatula, Nicotiana rustica* e *Dianthus cariophyllus*), e tal fenomeno essendo fino a ieri ritenuto rarissimo e da qualche autore persin posto in dubbio, tanto più si sarebbe potuto sospettare che anche le manifestazioni di *N. sylvestris* potessero dipendere da qualche particolarità dello speciale ambiente delle mie osservazioni atta a provocarle o favorirle. Le mie ricerche erano giunte ad escludere, limitatamente al caso di *N. sylvestris*, ogni influsso ecologico, mostrando il fenomeno alle dipendenze di fattori totalmente interni e germinali, e la natura anomala della pianta strettamente predeterminata nel seme: i risultati odierni ne danno riprova precisa, chè da questo *seme* soltanto la mutazione si riprodusse.

Tale mutabilità non è attiva in tutta la specie; ma costituisce finora una particolarità della discendenza da me avuta fra mano; ma non c' è motivo di credere che il fenomeno siasi prodotto sotto il mio occhio per la prima volta: forse l'*unico seme,* chi sa donde venuto, che, germinato nel 1916, dette il capostipite delle mie culture usciva da una progenie la quale, inosservata, anomalizzava da tempo. Questa progenie non differisce da tutte le altre se non proprio per questa particolarità di dare individui eccezionali, ed in questi individui medesimi è ben singolare, come osserva il Cavara, « una mutazione che interessa solo l'organo femminile e *che non si lascia tradire per nessun altro carattere esterno* » (Lett. 17-VII-21).

Bari, novembre 1921.

Osservazioni statistiche sul fiore di *Anemone apennina* L.

del dott. CESARE SIBILIA

(Tavv. XIII–XIV)

Questa specie comunissima ed abbondantissima nell'Italia centrale, si presta molto bene per ricerche biometriche su le varie parti fiorali. Queste ricerche forniscono un ottimo materiale per lo studio della costituzione della specie; ed è appunto perciò che io ho intrapreso tali osservazioni, di cui ora espongo i primi risultati, riservandomi di rendere note tutte le mie ricerche quando saranno ultimate.

Nel fiore di *Anemone apennina* ho preso principalmente in considerazione: 1° il colore dei tepali; 2° il numero dei tepali; 3° il numero degli stami; 4° il numero dei pistilli; 5° il numero degli elementi dell'involucro.

Debbo premettere che il materiale lo raccolsi principalmente negli anni 1917 e 1920 sui colli Albani, ma in prevalenza in un bosco nelle immediate vicinanze di Marino, e solo in minima quantità nei pressi di Ariccia. È quindi un materiale abbastanza omogeneo, data la ristretta superficie su cui feci le mie raccolte.

Il numero degli individui da me studiati è abbastanza elevato, per modo che i risultati ed i diagrammi che presento a me sembrano di una certa importanza.

Il colore dei fiori di *Anemone apennina* è variabilissimo; a rigore di termini, i colori sono due: bianco e violaceo. Di questi, il più interessante è il violaceo che presenta una serie numerosissima di gradazioni dal turchino-cupo al lilla, e dall'azzurro fino al bianco. Tutte queste sfumature sono comprese, secondo la classificazione dei colori di Saccardo (1), fra il coesius, il caeruleus e il violaceus, raramente con tendenza al cyaneus.

(1) SACCARDO P. A. *Chromotaxia seu Nomenclator colorum*, etc. Patavii 1891.

Se vi sono moltissimi fiori azzurro-chiari, altri ve ne sono che, pur avendo la parte superiore dei tepali bianca, presentano, nella pagina inferiore, una debole sfumatura di azzurro.

La presenza di questi due colori fondamentali si può spiegare, sia pensando che essi dipendano dalla costituzione della specie linneana *Anemone apennina* con due specie elementari, di cui una a fiori bianchi ed una a fiori violacei: sia supponendo, come propone il Pleyel (1) per la colorazione dell'*A. hepatica*, da lui studiata e presentante colorazioni analoghe, che esse siano prodotto di mutazione.

Su 1350 fiori da me raccolti quest'anno nel bosco di Marino, ne trovai 123 completamente bianchi, 328 bianco-violacei (intendendo, con questa dizione, fiori superiormente bianchi e di sotto leggermente violacei, oppure fiori appena colorati in azzurro), e 899 violacei: il che equivale a dire che trovai il 9.10 per cento di fiori bianchi; il 24.30 per cento di bianco-violacei; ed il 66.60 per cento di violacei.

Più ampiamente ho studiato la variazione del numero dei tepali. Tale numero è molto oscillante ed i suoi limiti, da me trovati, sono 6 e 59.

Per lo studio di queste variazioni ho costruito tre diagrammi: uno per i fiori bianchi, l'altro per i fiori violacei e bianco-violacei, il terzo riguardante il complesso dei fiori da me studiati.

Questi tre diagrammi hanno tutti lo stesso aspetto ed il medesimo andamento della curva molto regolare: per questa ragione ho sintetizzato, nella seguente tabella, i risultati di tutti i fiori da me studiati, riuscendo facile, anche così, avere un'idea sull'andamento del grafico:

Con	tepali	N.	6	fiori	N.	1
»	»	»	7	»	»	1
»	»	»	8	»	»	2
»	»	»	9	»	»	6
»	»	»	10	»	»	52
»	»	»	11	»	»	127
»	»	»	12	»	»	223
»	»	»	13	»	»	306
				A riportare fiori	N.	718

(1) Pleyel. *Mutations-former af Anemone hepatica.* Botaniska Notiser, 1906, pagg. 237 e 343.

					Riporto fiori N.		718
Con tepali N.			14		»	»	464
»	»	»	15		»	»	695
»	»	»	**16**		»	»	**907**
»	»	»	17		»	»	651
»	»	»	18		»	»	464
»	»	»	19		»	»	246
»	»	»	20		»	»	175
»	»	»	21		»	»	86
»	»	»	22		»	»	67
»	»	»	23		»	»	52
»	»	»	24		»	»	22
»	»	»	25		»	»	11
»	»	»	26		»	»	7
»	»	»	27		»	»	5
»	»	»	28		»	»	4
»	»	»	29		»	»	2
»	»	»	30		»	»	–
»	»	»	31		»	»	1
»	»	»	32		»	»	1
»	»	»	33		»	»	1
»	»	»	34		»	»	1
»	»	»	—		»	»	–
»	»	»	—		»	»	–
»	»	»	—		»	»	–
»	»	»	—		»	»	–
»	»	»	59		»	»	1
					Totale fiori N.		4581

Da questa tabella risulta chiaramente che il numero più frequente di tepali è il **16** e che l'ascesa come la discesa da questo massimo è nettissima e rapidissima. Una irregolarità è l'ultimo fiore a 59 tepali che dovrebbe essere considerato come un'anomalia. Infatti, dei 59 tepali, 21 erano derivati, per tepalodia, parte dagli stami, parte dai pistilli; però, essendo 38 i tepali normali l'ho inserito nella tabella perchè credo che, con la osservazione di un adeguato materiale, si potrebbe colmare la lacuna fra 34 e 38, con il quale numero di tepali terminerebbe appunto la serie dei fiori normali.

Il numero 16, che è il numero di massima frequenza per questo elemento, non fa parte dei numeri della serie di Fibonacci, su cui cadono i massimi dei diagrammi riguardanti altre piante, e riscontrati da diversi autori.

Il numero degli stami varia anch'esso entro limiti larghissimi, cioè fra 23 e 118. Anche per gli stami ho fatto tre poligoni: uno per gli stami dei fiori bianchi; uno per gli stami dei fiori violacei e bianco-violacei; e l'altro generale per gli stami di tutti i fiori studiati, senza distinzione di colore.

In queste ricerche non ho tenuto conto che della variazione del numero degli stami; mentre vi sarebbero stati parecchi altri elementi da considerare; per es.: il colore della base del filamento, il colore dell'antera, la lunghezza del filamento, la forma dell'antera, ecc.

Il diagramma I, compendia i risultati per gli stami dei tre gruppi di fiori. In esso la linea tratteggiata indica il poligono degli stami dei fiori bianchi; la punteggiata, quello dei fiori-violacei; la continua, quello del complesso dei fiori studiati.

Tutti e tre questi poligoni hanno un andamento molto irregolare.

Per quello dei fiori bianchi, ciò può dipendere, in parte, dall'esiguo numero dei fiori considerati (fiori 125), ma per gli altri due, per cui il numero dei fiori fu molto maggiore (rispettivamente 1176 per i violacei e 1361 per il complessivo), la causa va ricercata in altri fattori non ancora presi in esame e che, forse, influiscono sulla variabilità del numero degli stami.

I poligoni degli stami dei fiori violacei e del complesso dei fiori, presentano in corrispondenza dei numeri 53 e 59 due massimi molto sensibili, ed uno secondario al 57; mentre, nel poligono dei fiori bianchi non c'è nessun massimo in corrispondenza dei detti numeri.

Anche qui, come nel caso precedente dei tepali, i modi non cadono su numeri appartenenti alla serie di Fibonacci.

La variazione del numero dei pistilli è stata da me studiata nel medesimo modo, ottenendo un poligono generale irregolarissimo.

Il numero totale dei fiori osservati è 4326, però per il primo periodo di queste ricerche non ho tenuto conto del colore dei fiori da cui tali pistilli provenivano, e perciò non ho avuto due diagrammi con gran numero di osservazioni, distinti per ciascun colore. Ad ogni modo, dalla curva generale (diagramma II), si vede che anche il numero dei pistilli è estremamente variabile, non segue nessuna regola apparente, ed oscilla fra 5 e 84.

I modi di quest'ultimo diagramma sono moltissimi, e distribuiti senza nessun ordine; il principale è in corrispondenza del N. 22 il quale, come gli altri massimi secondarii 26, 25, 28, ecc., non appartiene alla serie di Fibonacci.

Per riguardo all'altro elemento da me studiato, cioè il numero delle parti componenti l'involucro fiorale, debbo dire che il numero normale è tre, che si riscontra nella grandissima maggioranza dei casi, alcune poche volte ho anche trovato involucri, formati da 2, 4, 5 foglie, ma questi casi più che altro vanno forse considerati come fenomeni teratologici e quindi non possono essere materia di studio per la variazione di questa specie.

Molto più interessante è stata la ricerca se, fra il numero dei tepali, degli stami e dei pistilli, esistano correlazioni e di qual genere.

La correlazione fra tepali e stami, e fra tepali e pistilli l'ho studiata su varie migliaia di fiori. Mi sarei aspettato di trovare o una correlazione diretta o una correlazione inversa come era stata trovata da altri autori in analoghi studii su altre piante. (1) Invece sembra che, almeno per la qualità e la quantità del materiale da me studiato, tali correlazioni non esistano o non siano molto chiare e i numeri dei tepali e degli stami, e dei tepali e dei pistilli variino indipendentemente gli uni dagli altri, come si vede dalla seguente tabella di alcuni fiori scelti a caso:

Numero dei tepali	Numero degli stami	Numero dei pistilli
11	49	24
12	55	26
13	61	35
14	107	56
15	83	48
16	50	23
17	70	43
18	73	27
19	77	47
20	71	23
21	61	45
23	57	32

(1) BONNIER G. *Observations sur les Rénonculacées de la Flore de France.* Rev. Gén. de Bot., 1889 pagg. 335-336

SAX K. *The Inheritance of Doubleness in the Flowers of Chelidonium majus* Journal of Genetics pagg. 207-307.

Esiste invece evidente un certo grado di correlazione fra il numero degli stami e il numero dei pistilli. Infatti, fin dal principio delle mie ricerche, mi sono accorto che *costantemente* il numero dei pistilli era inferiore al numero degli stami, non solo, ma che, molto spesso, oscillava intorno alla metà del numero degli stami. Ho creduto perciò opportuno fare fra questi due elementi una tabella di correlazione riguardante N. 1321 fiori; mi è risultata così l'esistenza di una correlazione, sebbene non troppo elevata. Senza riportare qui la suddetta tabella, che sarebbe troppo complessa, presento una tavola col numero degli stami e dei pistilli di alcuni fiori, da cui risulta appunto tale relazione:

Numero degli stami	Numero dei pistilli
45	19
68	21
38	19
34	17
64	26
76	37
112	56
112	54
102	57
84	46
92	45
51	20

Interessante a questo proposito sarebbe stabilire l'indice di correlazione, ma attenderò a calcolarlo, di avere a mia disposizione un maggior numero di osservazioni.

Ho cercato poi di vedere se i numeri di massima frequenza per i tepali, stami e pistilli corrispondano alla media aritmetica ed ho avuto i seguenti risultati:

Tepali	media	aritmetica	15,77	massima	frequenza	16
Stami	»	»	59,23	»	»	53
Pistilli	»	»	31,72	»	»	22

Come si vede questi risultati sono concordi per i tepali, meno per gli stami, molto diversi per i pistilli; fatto questo che va messo in relazione con la differente forma dei poligoni: infatti mentre il primo è unimodale e regolare, il secondo ed il terzo sono plurimodali e molto irregolari.

Recentemente Salisbury (1) ha pubblicato un lavoro sulla variazione nell'*Anemone apennina*, nel quale tratta specialmente i risultati biometrici ottenuti su 150 fiori in rapporto alla trimetria e all' aborto. I suoi resultati in gran parte non concordano coi miei. Ciò va ricercato in due ordini di fatti: primo nell'esiguo numero di fiori studiati, secondo nella diversa origine del materiale. A questo proposito è bene osservare che il Salisbury non ci indica la località dove raccolse il materiale, dato di grande importanza per l'interpretazione dei resultati. Nel caso poi dell' Inghilterra questa indicazione acquista un maggior interesse perchè in quella regione l'*Anemone apennina*, si è naturalizzata da un tempo relativamente breve. Essa è stata nei secoli passati introdotta nei giardini come pianta coltivata. Di ciò fa fede un brano di Clusius (2) dal quale apprendiamo l'epoca e il nome di colui che introdusse dapprima nel Belgio, e poi in altre regioni, i rizomi per la coltivazione. Secondariamente anche in Inghilterra, come in altre località, sfuggì alla coltura e si divulgò rapidamente spontaneizzandosi nelle campagne. Ora non è improbabile che con la cultura si siano introdotte delle modificazioni nella costituzione del fiore, modificazioni che possono essersi, almeno in parte, conservate, dando così al fiore, costituzione un po' dissimile da quella delle nostre piante.

Il Salisbury trova anch'esso, per i tepali, come numero di massima frequenza il 16, e, come i miei, anche il suo diagramma è molto regolare, quantunque fra il 12 e il 13 vi sia uno scarto un po' brusco. Come limiti di variazione estremi per i tepali il Salisbury dà 9 e 21 che sono diversi dai miei certamente per il fatto che il medesimo esaminò solo 150 fiori, mentre il materiale da me studiato fu di 4581 fiori.

Le nostre osservazioni sono discordi per ciò che riguarda gli stami ed i pistilli. Per gli stami il Salisbury trova come massimi principali 72,81 e 87 in corrispondenza dei quali numeri, invece, nei miei diagrammi non vi è nessun massimo. Lo stesso avviene per i pistilli in cui la divergenza è anche maggiore; infatti il Salisbury trovò per limiti di variazione 27 e 87, mentre io trovo 5 e 84. Inoltre, mentre i suoi massimi cadono sui numeri 60, 57 e 63, i miei sono in corrispondenza di 22, 26, 28, come si vede,

(1) Salisbury E. J. *Variation in Anemone apennina* L. *and Clematis vitalba* L. *With special Reference to Trimery and Abortion.* Annals of Botany volume XXXIV, N. CXXXIII, gennaio 1920 p. 107.

(2) Clusius. *Rariorum plantarum historia.* Antuerpiae, CIↃ. IↃCI, pagina 254, lib. II.

numeri ben diversi dai primi. Un altro fatto importante che nota l'autore è il grande predominio nei massimi, sia per gli stami che per i pistilli, di numeri multipli di tre. Io invece non ne ho trovati affatto, come già ho precedentemente notato. Il numero tre è il primo della serie di Fibonacci e, come ho detto, nessuno dei massimi da me trovati, sono multipli nè del primo nè dei seguenti.

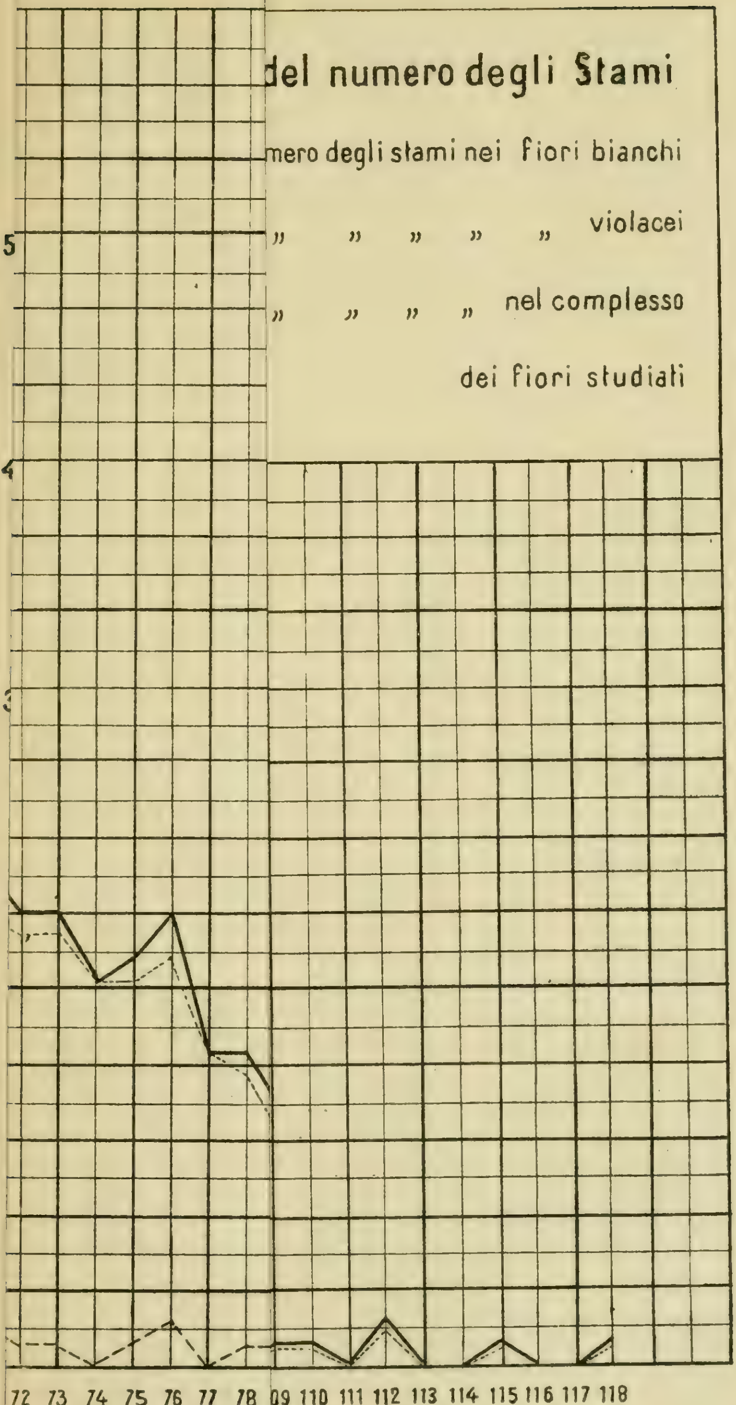
In quanto alle relazioni fra i vari elementi studiati, il Salisbury nota che il numero degli stami in genere, cresce col crescere del numero dei tepali, e non avviene il contrario, ma questa condizione era stata già accennata dal Nannetti (1) per l'*Anemone hortensis*. Per l'*Anemone apennina* da me non è stata osservata con chiarezza, come ho già accennato avanti, quantunque una lieve tendenza all'aumento l'abbia trovata anch'io.

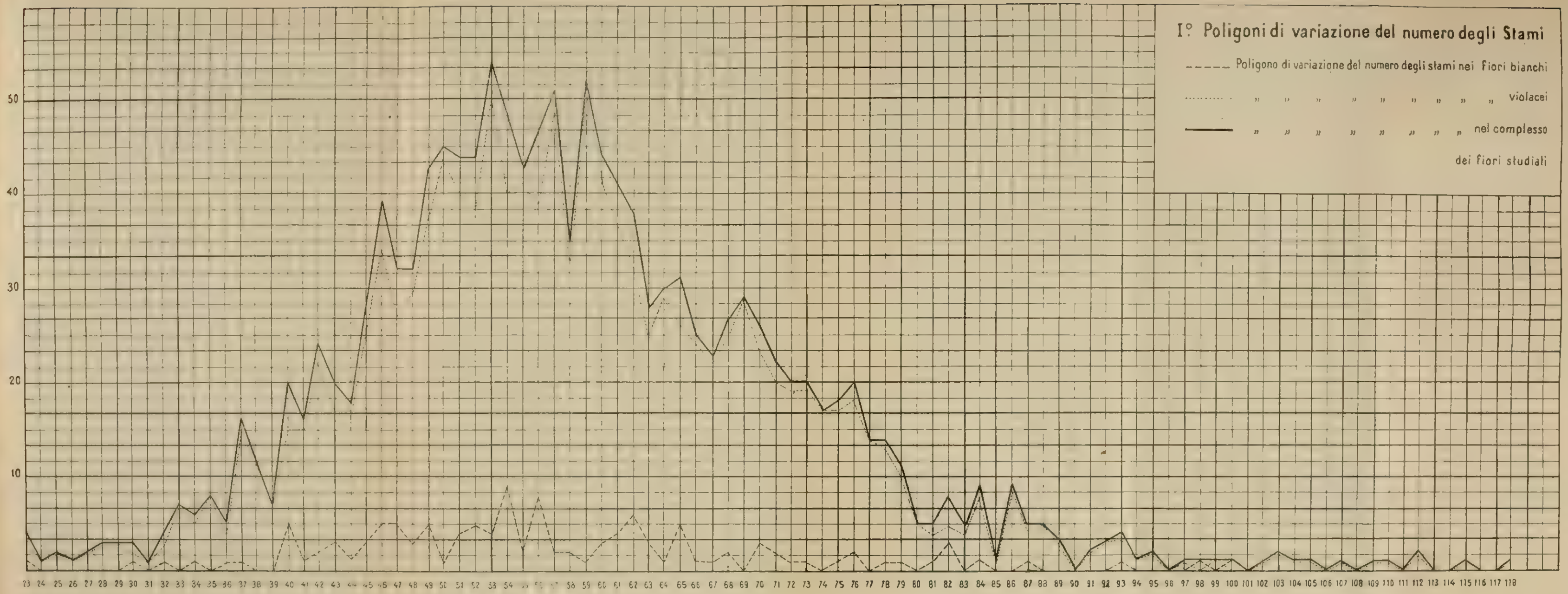
Delle relazioni fra numero di stami e numero di pistilli il Salisbury non parla affatto.

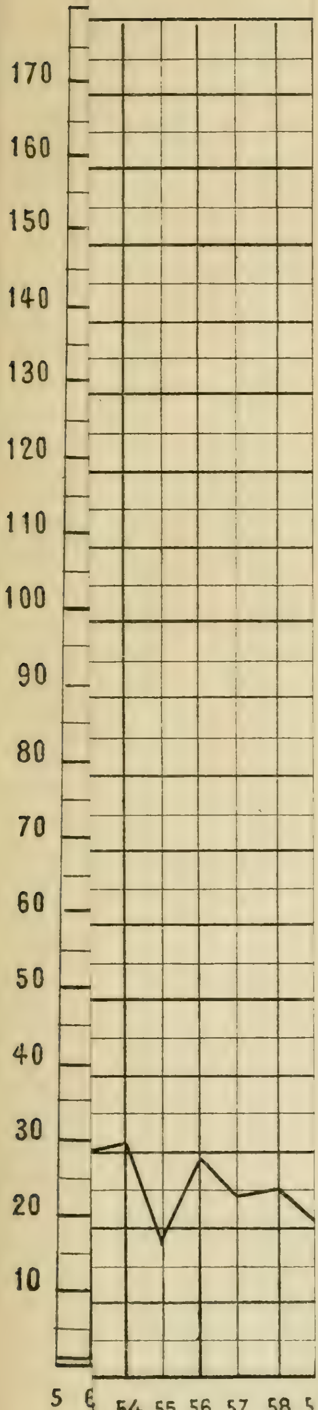
La diversità dunque dei risultati fra le ricerche del Salisbury e le mie vanno principalmente ricercate nel diverso numero d'esemplari esaminati.

(1) NANNETTI A. *Osservazioni biometriche sui fiori di Anemone hortensis.* Bull. del R. Orto Bot. di Sassari, Vol. II, Aprile, 1914 N. II.

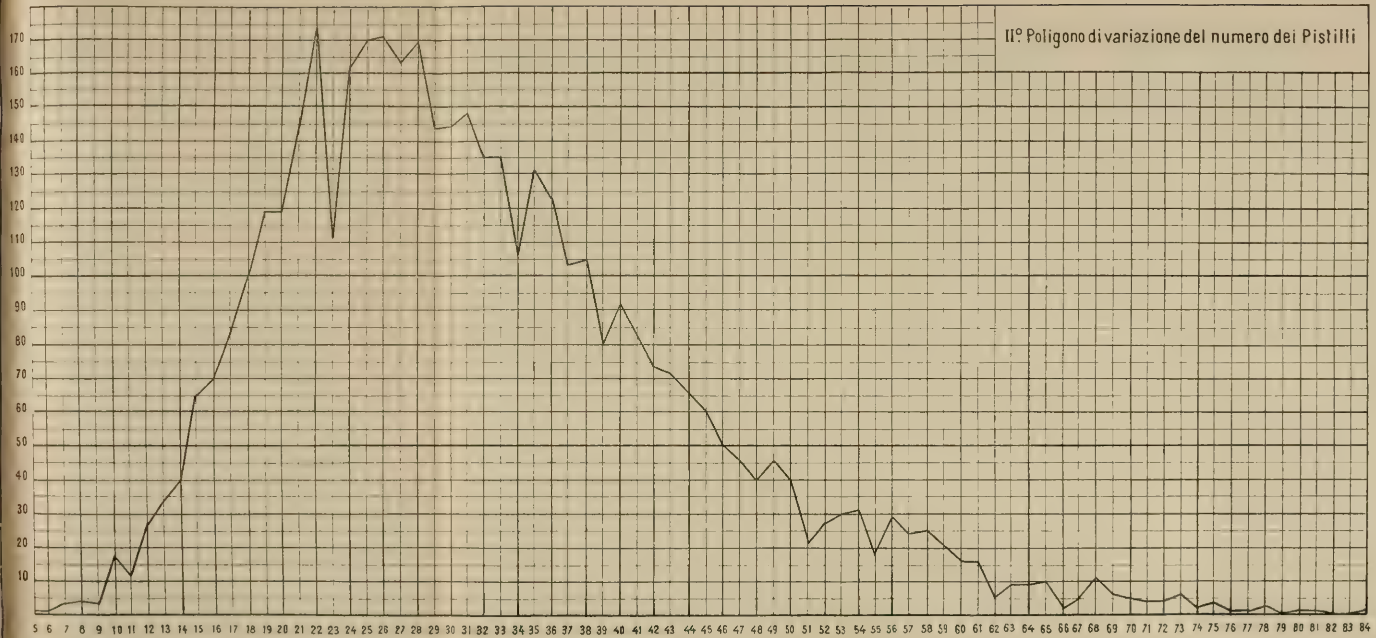
R. Istituto Botanico di Roma, 14 - Dicembre - 1920.


del numero degli Stami
mero degli stami nei fiori bianchi
" " " " " violacei
" " " " nel complesso
dei fiori studiati
5
72 73 74 75 76 77 78 09 110 111 112 113 114 115 116 117 118


I.° Poligoni di variazione del numero degli Stami
Poligono di variazione del numero degli stami nei fiori bianchi
" " " " " " " " " violacei
" " " " " " " " nel complesso dei fiori studiati



170
160
150
140
130
120
110
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
54 55 56 57 58


II° Poligono di variazione del numero dei Pistilli
170
160
150
140
130
120
110
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54 55 56 57 58 59 60 61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79 80 81 82 83 84

BREVI COMUNICAZIONI

Di un nuovo carattere farmacognostico della Belladonna (*Atropa Belladonna* L.).

DR. IDA BARTORELLI

Come già ho osservato nel mio studio di confronto fra *Atropa Belladonna* e *Phytolacca decandra*, tutti gli autori, parlando dei caratteri microscopici delle foglie di Belladonna, citano come caratteristica di dette foglie la presenza dei cristalli di ossalato di calcio.



Fig. 1.

Cellula cristalligena di *Atropa Belladonna.*

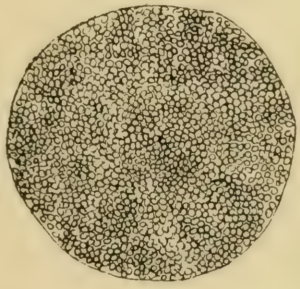


Fig. 2.

Cellula cristalligena di *Nicotiana Tabacum.*

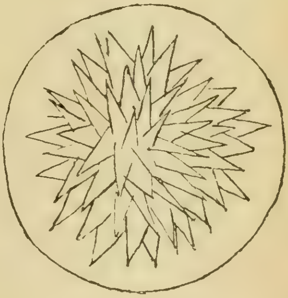


Fig. 3.

Cellula cristalligena di *Datura Stramonium.*

Io ho rilevato, nel mio già citato lavoro, che detti cristalli sono situati esclusivamente nel tessuto spugnoso e precisamente in quello strato di cellule un poco più voluminose delle rimanenti e che prendono il nome di cellule collettrici. Queste sono le cellule del tessuto spugnoso a immediato contatto con quelle del tessuto a palizzata.

Le cellule cristalligene si osservano bene al microscopio, nelle sezioni trasversali delle foglie, ed anche con discreta facilità, in loro frammenti, dopo averli decolorati con alcool.

Le cellule cristalligene appaiono allora come masse oscure; i cristalli di ossalato di calcio in forma pulverulenta riempiono tutta la cavità cellulare.

I vari autori parlano di questa polvere o sabbia di ossalato di calcio senza rilevare altre particolarità.

Ora io voglio qui fare cenno di un'altra osservazione, che non mi pare priva di interesse e che ho fatta in seguito ad un sagace rilievo del chiar.mo prof. Avetta.

Egli infatti richiamò la mia attenzione su certe differenze di aspetto che si rivelano nella struttura dei minuti cristallini di ossalato di calcio contenuti nelle cellule cristalligene delle foglie di Belladonna.

Infatti mentre a prima vista tutta la massa cristallina pulverulenta sembra un ammasso uniforme, un più attento esame fa palese come al centro della massa cristallina stessa si trovi un insieme di due o tre corpi più grossi dei circostanti, più trasparenti, generalmente di forma tondeggiante.

Questi corpi più grossi sono evidentemente costituiti di ossalato di calcio, perchè trattando il preparato con acido cloridrico essi scompaiono come i rimanenti cristallini il che dimostra che sono egualmente costituiti.

Questo fatto può offrire un nuovo buon carattere per differenziare ancor più l' *Atropa Belladonna* dalla *Phytolacca decandra.*

Infatti in quest'ultima i cristalli compaiono sempre sotto forma di rafidi; quindi poichè questa formazione ha un aspetto ben decisamente diverso da quello sopra messo in evidenza per la Belladonna, non può rimanere alcun dubbio sul criterio distintivo delle rispettive foglie.

Ma la osservazione sopra illustrata si presta anche ad altre considerazioni di qualche importanza.

Infatti depositi abbastanza ricchi di ossalato di calcio si trovano non solo nella Belladonna, ma anche in altre piante appartenenti pure alla famiglia delle Solanacee, come la *Nicotiana Tabacum* e la *Datura Stramonium.*

Ma se si confrontano le forme e gli aspetti con i quali essi compaiono in questi diversi generi, si rilevano delle differenze notevoli.

Mentre cioè nella *Nicotiana* l'ossalato calcico si separa sotto forma di sabbia, nello *Stramonio* assume prevalentemente la forma di grandi druse.

Se allora si richiama il fatto che, collocando la Belladonna fra la Nicotiana e lo Stramonio, si ha questo graduale passaggio nell'aspetto che presentano i cristalli: sola polvere nella Nicotiana, corpi tondeggianti centrali e polvere nella Belladonna, druse nello Stramonio, si può affermare che le condizioni in cui l'ossalato calcico si trova nella Belladonna, rappresentano in certo modo uno stadio di mezzo fra quello della Nicotiana e quello dello Stramonio.

Sembra quasi che nella Belladonna vi siano delle druse o abortite o nelle quali le parti periferiche dei cristalli, se prima le druse erano complete, si siano ridisciolte.

E questa considerazione potrebbe spiegare i diversi aspetti sopra rilevati.

Nella prima ipotesi infatti non si avrebbe alcun principio di formazione di druse nella Nicotiana, sarebbero soltanto abbozzate le druse nella Belladonna, mentre avrebbero uno sviluppo completo nello Stramonio.

Nella seconda ipotesi invece procedendo in ordine inverso, mentre le druse sarebbero pienamente formate nello Stramonio, esse sarebbero parzialmente ridisciolte nella parte periferica nella Belladonna, mentre sarebbero del tutto scomparse per completo ridiscioglimento nella Nicotiana.

È noto che la concentrazione del liquido dal quale i cristalli si separano ha influenza sulla loro formazione, come l'ha perfino, secondo L. Kny (1), sul sistema cristallino nel quale si presentano.

Ulteriori studi in tale direzione potranno forse decidere la importante questione del diverso modo di presentarsi dei cristalli di ossalato di calcio nelle diverse piante.

R. Orto Botanico di Parma, 1921.

(1) L. Kny, *Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellschaft*, 1887, pag. 387.

Un nuovo caso di disgiunzione pigmentale in una infiorescenza di *Dahlia variabilis*

DI BENEDETTO STRAMPELLI

Come è ben noto, casi di disgiunzione pigmentale nei fiori non sono affatto rari. Anch'io, quantunque studente di liceo abbia avuto poco tempo a mia disposizione, ho potuto già notarne parecchi così in un Geranio a fiori rossi una infiorescenza presentava un fiore a tutti petali bianchi; così anche un'Azalea a fiori rossi presentava un fiore perfettamente bianco, e in un'altra Azalea a fiori rosa spiccava un fiore perfettamente scarlatto; così ancora in un Garofano a fiori tutti rossi, un fiore aveva un petalo completamente bianco, ecc. Il caso però, che più ha destata la mia attenzione è quello di una infiorescenza di una *Dahlia variabilis* a fiori rosso-scarlatti portante quattro fiori con la linguetta bianca (vedi figura 1[a]), che trovai nell'estate 1919. Segnai con cartellino la pianta dell'infiorescenza in parola, nell'autunno ne estrassi i tuberi che conservai e piantai poi nel marzo del 1920, mantenendoli separati dalle altre piante. Tali tuberi diedero due piante con tutte le infiorescenze completamente rosse, una pianta con infiorescenze rosse aventi qualche fiore bianco come l'infiorescenza notata nel 1919, ed infine due piante nelle quali alcuni rami portavano infiorescenze con tutti i fiori bianchi, aventi però ciascuno una zona della base della linguetta, colorata in rosso, leggermente più marcato nei fiori centrali come si nota nella fig. 2.

In essa si vedono due rami dipartentisi dallo stesso piano dello stesso fusto, e mentre il ramo di destra porta tutte infiorescenze completamente rosso-carminio, quello di sinistra porta infiorescenze bianco-rosse, quali sopra ho descritte.

F. Hildebrand (1) descrive una variazione pigmentale notata su di una Dahlia rossa portante alcune infiorescenze con fiori

(1) F. HILDEBRAND, *Ueber eine Farbenänderung an einem Exemplar von Dahlia Variabilis*, « Berichte del deutschen bot.; Gesellsch. » 1893, pag. 479-480.

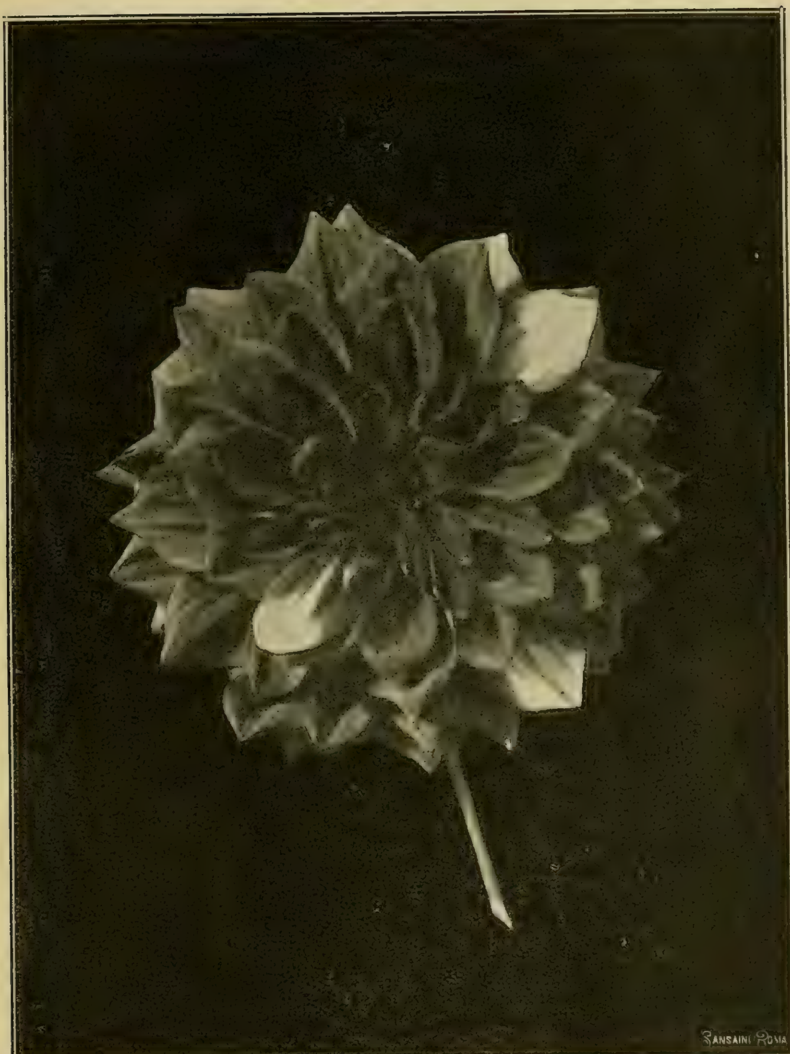


Fig. 1.

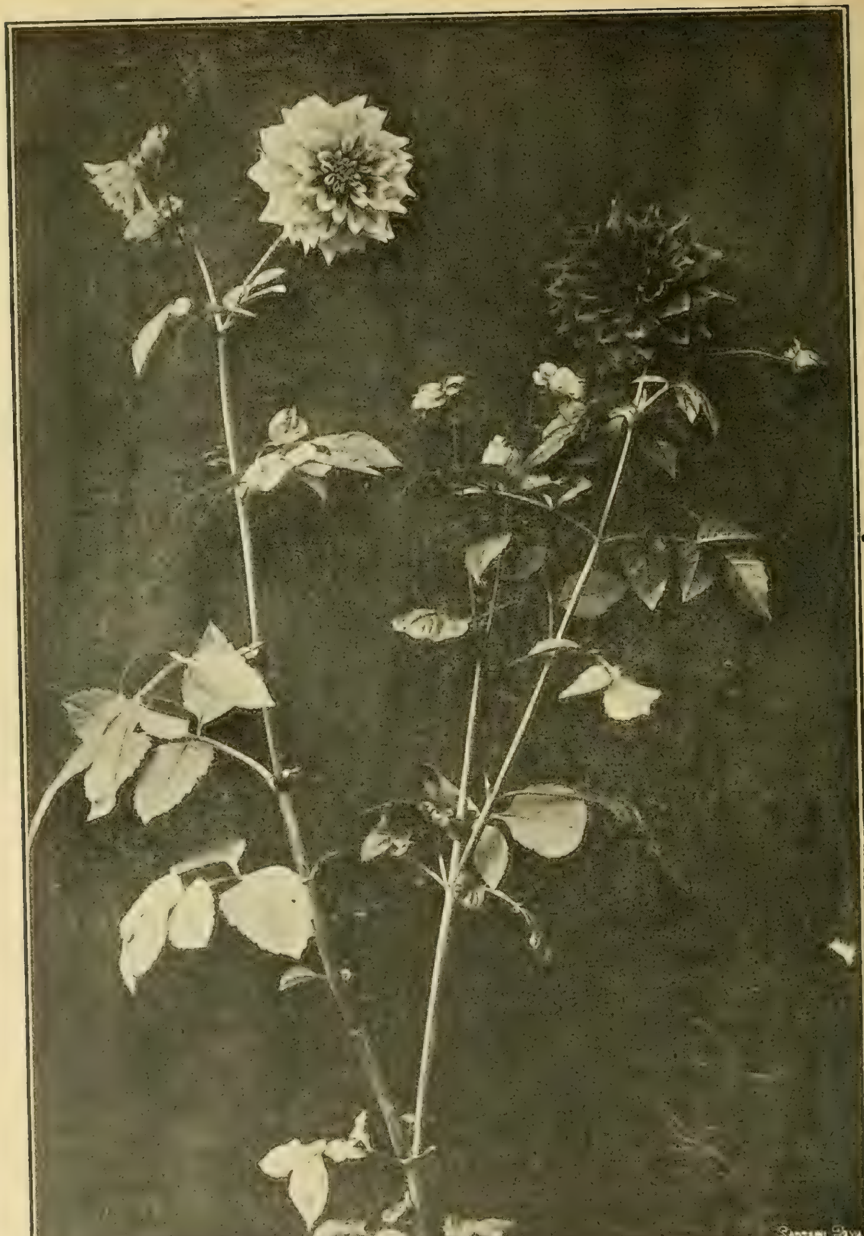


Fig. 2.

bianchi a bordo di colore rosso-carminio più o meno largo, che circonda ciascuna linguetta. La distribuzione dei due colori bianco e rosso nei fiori della mia Dahlia è riuscita inversa a quella descritta dall'Hildebrand.

Mi riservo di proseguire nella propagazione per tuberi ed anche per talee, onde fissare la nuova varietà bianco-rosso apparsa per la sopra citata variazione pigmentale; ma, mi riservo anche di seguire la semina degli acheni ottenuti nelle infiorescenze protette per impedire la fecondazione incrociata, ed i risultati, che sarò per conseguire, formeranno oggetto di un'altra mia nota.

Rieti, 4 dicembre 1920.

Sopra una varietà di olivo a corolla pentamera

del Prof. C. Campbell

Fra altro materiale per ricerche sulla biologia fiorale e conformazione del fiore dell'olivo, in varietà di contrade diverse, ho ricevuti dalla Grecia esemplari di una varietà di - Corfù - colà conosciuta col nome di « Prinoides » e data come rara anche nella regione, con corolle nella massima parte con cinque lobi, (fig.1), carattere nuovo, non riscontrato in altre varietà della regione stessa.

L'esame accurato del materiale avuto, mi ha chiaramente dimostrato, che tolto questo carattere eccezionale della corolla, la varietà non ha nulla di straordinario, che la possa e faccia distinguere da tante altre varietà di olivo, che nei caratteri dei rami e delle foglie (il frutto non ho potuto averlo) ricordano la « Prinoides » (fig. 2).

Non è nota, ch'io sappia, tale caratteristica di varietà di olivi, in cui tutti o la maggior parte dei fiori, portino stabilmente corolle con cinque lobi, contrariamente al carattere del genere con corolle a quattro lobi, mentre non è difficile trovare corolle eccezionalmente pentamere anche in altre varietà.

La stabilità del carattere, mi è stata successivamente anche confermata dal prof. Saracomenos, che gentilmente mi favorì il materiale da studio in parola, con altro della Grecia.

Le ricerche bibliografiche, mi riuscirono anche completamente negative, così da farmi ritenere l'esistenza di olivi con corolle a cinque lobi, non solo forse non trovata ancora da alcuno, ma certamente, se non unica con la varietà « Prinoides », molto rara.

Man mano che le ricerche e gli studi sulle piante coltivate vanno intensificandosi, appariscono sempre più evidenti variazioni fisse o instabili, dovute a cause che non sembrano essere semplice-

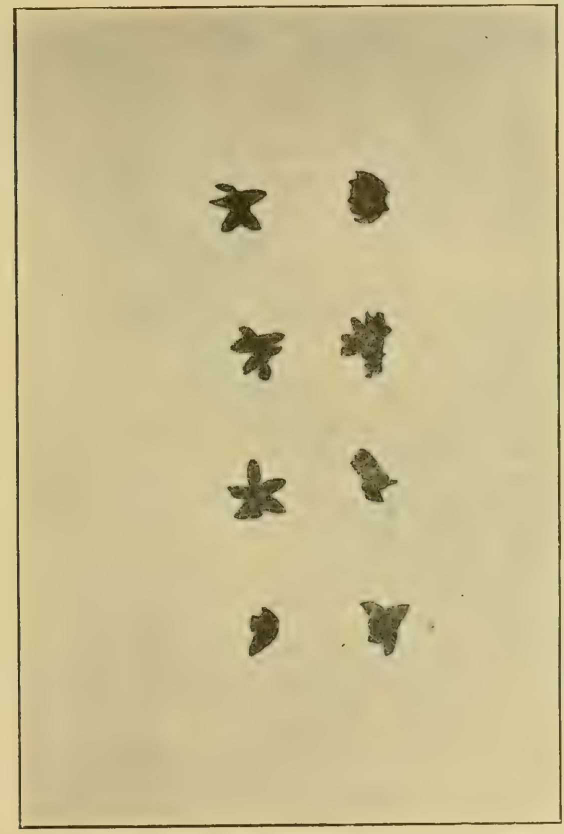


Fig. 1.

mente quelle naturali, agenti sulle piante spontanee o spontaneamente riproducentesi, ma doversi a un complesso di fattori ed azioni, combinate o meno a quelle naturali, che la sperimentazione dovrà determinare, con indagine rigorosa, anche per la grande utilità pratica che ne potrà derivare. Allo stato attuale, non può

quindi dirsi come sia sorta la variazione nel fiore della varietà di



Fig. 2.

olivo « Prinoides » e non conviene certo fare delle ipotesi azzardate in proposito.

Su di una infezione di *Peronospora trifoliorum* De Bary sull'Erba medica

del Prof. C. Campbell

In esperimenti di piante foraggiere per climi aridi, allo scopo di studiarne il comportamento, ed al caso compierne la selezione, pensai di coltivare alcuni appezzamenti con piante della stessa specie, ma di diversa provenienza, per studiare in identiche condizioni il comportamento della stessa specie, ma di diversa origine.

Fra le piante in esperimento posi anche l'Erba medica (*Medicago sativa L.*) con semi ritirati da varie contrade italiane e della Francia e con semi gentilmente favoritimi dall'Argentina.

La germinabilità del seme, sperimentata precedentemente in laboratorio, nulla mostrò di diverso tra i semi delle varie provenienze, che dovesse richiamare l'attenzione in modo speciale. La germinazione sul campo procedette anche in modo regolare, ma appena le piante raggiunsero l'altezza di circa 10 centimetri, nell'appezzamento seminato con semi dell'Argentina, si cominciarono a notare sulle foglie delle macchie di colore arsiccio, che andarono accentuandosi con lo sviluppo della pianta, mentre negli altri appezzamenti nessuna o quasi traccia del male. Lo sviluppo nelle piante malate fu naturalmente più lento, e solo una parte di esse riuscì a portare il fiore, da permettermi la determinazione, e togliermi il dubbio di trovarmi di fronte a specie diversa, da quella coltivata negli altri appezzamenti.

La malattia si presentò da prima con macchie arsiccie sulle foglie, macchie che andarono allargandosi anche alla intera pagina fogliare, in modo da farla disseccare e cadere.

L'esame microscopico mi dimostrò trattarsi di una Peronospora, e l'esatta determinazione della specie, devo alla consueta cortesia dell'illustre micologo prof. P. A. Saccardo, della R. Università di Padova.

Credo ancora utile notare come il male restasse limitato alla parcella di medica seminata coi semi Argentini, e oltre al non colpire gli altri appezzamenti di medica, non colpisse gli appezzamenti delle altre specie di medica, di trifoglio, loto, ecc.

***

È noto come il male si fosse già riscontrato dannoso dal prof. Pirotta nel Modenese, dal prof. Voglino in Piemonte e Lombardia, e dal prof. Stevens nelle colture di medica e trifoglio nell'America settentrionale, ma prima d'ora non si era riscontrato in modo così deciso ed evidente, il diverso comportamento del fungo di fronte a piante della stessa specie ma di diversa provenienza.

Il fatto che il seme dall'Argentina, veniva seminato in periodo che non era il suo naturale, provenendo da diverso emisfero, poteva nel primo anno lasciare il dubbio che il male, potesse, almeno in parte, derivare da tale causa. Il ripetersi di esso egualmente negli anni successivi, toglie però ogni ragione di dubbio in proposito.

Credo utile segnalare il caso, perchè dimostra chiaramente, l'importanza agraria che può avere l'origine del seme, e la leggerezza con cui tanto spesso viene posto in commercio seme di piante coltivate, senza preventivamente conoscerne pregi o difetti, e sopratutto il beneficio che anche per le piante foraggiere, recherebbe un opera oculata di selezione, sia nei riguardi della produzione, come della resistenza a condizioni sfavorevoli e parassiti.

Sulla riduzione dei costituenti il pistillo nella *Phillyrea media* L.

del Prof. C. Campbell

La formazione di frutti partenocarpici nella Phillyrea (1) con perfetta analogia a quanto avevo precedentemente constatato nell'olivo (2) (3), mi convinse della necessità di intensificare le ricerche sul fiore, per stabilire le possibili analogie con quello dello olivo, e più specialmente la riduzione totale o parziale dei costituenti il pistillo stesso, con la presenza di fiori staminiferi in piante determinate, e stabilmente permanenti in esse.

Portate le mie ricerche in boschi naturali, non sottoposti da moltissimi anni al taglio, dove piante numerosissime di *Phillyrea* vegetano spontaneamente rigogliose in forma arborea, sottratte dal periodico taglio alla forma cespugliosa, non rimasero infruttuose, in quanto nella primavera 1916, ho trovato piante in pieno sviluppo, con fiori in cui era manifesta la riduzione dei costituenti il pistillo, ed un complesso di caratteri differenziali tra pianta e pianta, non certo privi d'interesse.

Non ho dato prima notizia del fatto, in quanto ho voluto constatare se nella primavera 1917, le stesse piante portassero fiorellini a pistillo ridotto, ciò che ho potuto largamente constatare, nelle stesse piante vicine ad altre con fiori monoclini; e così pure mi si ripresentarono altre caratteristiche del fiore, precedentemente osservate.

(1) C. Campbell, *Sulla partenocarpia nella Phillyrea media* L. « Annali di botanica », Vol. XIII, fasc. 3°, 1915.

(2) C. Campbell, *Un caso di partenocarpia nell' olivo?* « Nuovo Giornale Botanico Italiano », Vol. XIX, n. 1, 1912.

(3) Pirotta R. e di Pergola D., *Partenocarpia nell'olivo?* (Nota preventiva). « Bull. Società Botanica Italiana », 1913.

Nella *Phillyrea*, la riduzione dei costituenti il pistillo si presenta alla osservazione macro e microscopica così come nell'olivo, mancanza di stimma e di stilo, ed al posto di questo una piccola punta brunastra, quando non ne manchi qualsiasi traccia.

Prima ed all'antesi, così come si trovano ridotti stilo e stimma, si trovano ridotti ovario ed ovoli. Il processo d'involuzione per cui si arriva alla riduzione dei costituenti il pistillo, sembra avvenga, nel caso di fiori perfettamente staminiferi, così come nel noto olivo chiamato « maschio ».

Il fatto della presenza di fiori staminiferi nella *Phillyrea*, così come nell'olivo, e la esistenza nel genere della andromonoecia già constatata in esso, per la presenza in piante determinate di fiori monoclini e staminiferi in varia proporzione, e di piante a fiori perfettamente monoclini, ha un notevole valore biologico, in quanto, rende sempre più evidente, come la tesi sostenuta, doversi a cause fortuite, patologiche o colturali, la riduzione dei costituenti il pistillo nei fiori dell'olivo, non resiste alla critica serena, in quanto la presenza del fenomeno nel genere affine spontaneo, non sottoposto a coltura, e in stato non patologico, fa escludere doversi a cause accidentali o transitorie, un fatto puramente biologico e normale.

Dalle osservazioni sino ad ora raccolte sopra numeroso materiale, sembrami potere affermare come i grappolini fiorali in cui è presente la riduzione dei costituenti il pistillo, e la costituzione generale del fiore, ricordino le caratteristiche proprie e descritte per l'olivo. Minore sviluppo dei pedicelli fiorali, con maggiore sviluppo del calice, della corolla e dell'androceo, maggiore produzione di polline. Naturalmente anche tali caratteri non sempre così ben definiti e distinti, per la grande variabilità nei grappolini fiorali, così come nel fiore, che nella *Phillyrea* si manifesta con variazioni non meno appariscenti che nell'olivo coltivato.

Le ricerche sulla riduzione dei costituenti il pistillo nel fiore della *Phillyrea*, mi portarono a considerare ancora alcune diversità fiorali riscontrate nelle numerose piante prese in esame. A parte il maggiore o minore sviluppo delle varie parti costituenti il fiore, già citate, ho rilevata ancora una caratteristica permanente differenziazione nel colorito dei petali, differenziazione che ho trovata costante nei due anni di osservazione. Si hanno piante con fiorellini a petali completamente bianchi, altre con petali con leggiere sfumature verdastre, talora appena appariscenti, ed infine

petali con sfumature porporine, quest'ultimi maggiormente sviluppati degli altri.

È notevole il fatto, come nelle tre forme distinte dal colorito dei petali, si trovino anche piante con costanza di fiorellini con riduzione dei costituenti il pistillo in misura varia.



Fig. 1.

Nelle piante oggetto delle mie osservazioni e ricerche, alle caratteristiche del colorito dei petali, corrisponde una diversa forma delle foglie, in quanto quelle delle piante a petali con sfumature porporine, hanno un diametro quasi doppio a quelle delle piante con fiori a petali bianchi, come si rende evidente dalla fig. 1 che rappresenta un rametto fiorito di *Phillyrea* a fiori porporini, e

della fig. 2 che rappresenta un rametto in fioritura più avanzata, di *Phillyrea* a fiori bianchi.

Nè tali diversità di caratteri in piante spontanee della medesima specie, devono far meraviglia, nella *Phillyrea* più special-



Fig. 2.

mente, in quanto esse rappresentano spesso il punto di partenza di quei caratteri che nel passaggio della pianta dallo stato spontaneo al coltivato, accentuandosi, dànno luogo a varietà talora tanto numerose per alcune specie.

ENRICO FERRARI

Il giorno 2 novembre spegnevasi in Torino dopo lunga, dolorosa malattia, stoicamente sopportata, il cav. Enrico Ferrari, Conservatore del R. Orto Botanico di Torino.

Nato a Modena nel 1845, ragazzetto ancora, addetto al R. Orto Botanico della sua città, si era votato, con slancio di passione alla raccolta delle piante, istintivamente rispondendo ad un bisogno dell'animo suo. Iniziò la sua carriera come autodidatta; ma poi, a poco a poco, mettendo a profitto l'ingegno pronto e vivace, la memoria tenacissima, la costanza nei propositi e la robustezza eccezionale del corpo, si era affinato alla Scuola di *Celi*, di *Gibelli*, di *Pirotta* e di *Mori*, diventando presto, non solo un insuperabile raccoglitore, ma uno dei più esperti conoscitori della Flora italiana, tanto che a lui ricorrevano d'ogni parte per le determinazioni, e non pochi tra i più illustri botanici italiani e stranieri come *Burnat*, *Gauthier*, *Arvet Touvet*, ecc., si giovarono dell'opera sua per ricerche speciali e lo ebbero compagno nelle loro erborizzazioni.

Erborizzò per molti anni nella provincia natia e tutta la percorse col *Gibelli*, col *Pirotta*, con *Penzig*, *Camus*, *Fiori*; fu nelle Alpi Apuane col *Gibelli* e da solo; nelle Alpi marittime col *Burnat*; nelle 5 TERRE collo scrivente, e per 35 anni rovistò in ogni angolo il Piemonte, dal piano, alle cime più eccelse, raccogliendo e preparando quantità immensa di materiali, ritrovandovi innumere specie non ancora raccolte; completando così l'opera dei due *Molineri* dei *Pejroleri*, del *Lisa*, del *Giusta* e del *Defilippi* che, veri raccoglitori di razza, tetragoni alle fatiche del corpo, resero possibili i lavori di *Allioni*, di *Bellardi*, di *Balbis*, di *Moris* e di *Delponte*.

Il bisogno di erborizzare, di raccogliere, di espandere la sua attività, non lo abbandonò mai, neanche d'inverno. Chè, ogni do-

menica organizzava gite per frugare nelle vallecole della collina, pago del meschino bottino di muschi e di funghi che il gelo poteva concedergli; ma felice di ordire cogli amici i piani per le future grandi escursioni estive nelle Alpi.

A Torino, dove venne nel novembre dell'anno 1887, chiamatovi dal *Gibelli*, trovò terreno propizio al conseguimento dei suoi ideali. A poco a poco Egli vi divenne centro di un piccolo cenacolo di appassionati floristi (alcuni divenuti poi botanici di grido) e con essi per tanti anni frugò in ogni angolo del Piemonte, raccogliendo, notando, mettendo in ordine sopratutto l'*Erbario Pedemontano* e lo *Schedario* della Flora del Piemonte, diventati oramai strumenti importantissimi di lavoro per chi intende studiarne la vegetazione.

Quanti anni di cure continue e di fatiche compendiano queste due *Istituzioni*, che anche da sole, renderebbero possibile la compilazione di una *Flora pedemontana!*

L'*Erbario* era il suo sogno, il suo regno, la sua ragione di vivere, ed è merito in gran parte del Ferrari se la massima parte delle collezioni locali si è potuta acquistare e incorporare nell'*Herbarium Pedemontanum*, elevandolo ad una importanza tale, quale io non dubito di affermare, pochi altri Erbarii regionali possono vantare.

Un solo lavoro egli pubblicò: *Il Censimento delle specie viventi nel territorio di Leynì*, omaggio devoto al medico *Filippo Vallino*, botanico oculatissimo, fedele compagno del Ferrari, residente in quel comune, presso Torino.

A questo lavoro floristico, pubblicato negli *Annali* della R. Accademia di Agricoltura di Torino, i due amici dedicarono alcuni decenni di minuziose osservazioni, percorrendo il territorio in ogni verso e in ogni stagione, così che si può ritenere non siavi oggi in Italia paese più studiato dal lato floristico.

Al mio *Nomenclator Allionianus*, alle mie *Aggiunte alla Flora Segusina*, portò l'opera sua diligente e a molte altre pubblicazioni uscite dall'Istituto botanico del Valentino concorse con l'opera indefessa di ricercatore.

Erborizzò finchè le forze risposero alla sua volontà ferrea, siccome lo attesta l'ultima sua escursione al *Colle delle Porte* sopra Crissolo nella Valle del Po (1), compiuta malgrado gli ammonimenti degli amici, mentre il male implacabile con dolori acutissimi lo tormentava.

(1) A circa 3000 metri sul l. d. m.

Egli *voleva* che nella *Flora italica exsiccata* figurasse la rarissima *Arabis pedemontana* di *Boissier* e, a costo della vita, volle pago il suo desiderio.

Con amorosa cura il dott. *Flavio Santi,* suo medico e affezionato compagno di erborizzazioni, dispose ogni cura per alleviargli il faticoso compito e concedergli quella suprema soddisfazione che suggellò con un ricordo gentile la vita che il *Ferrari* aveva dedicato all'amore delle piante.

Il povero ammalato vinse la prova e ritornò felice colla preda agognata; ma questo fu l'ultimo atto di energia, l'ultima favilla di una fiamma che andava spegnendosi!

Per 74 anni il Ferrari conservò immutata la salute del corpo e per quanto si adoperasse, io non lo vidi mai sazio di raccogliere. Col vascolo dilleniano a tracolla e colla piccozza fra le mani possenti, egli era l'uomo felice!

Colto dal male, lottò per mesi col fatale morbo che lo spense, quando ancora molto egli avrebbe potuto operare in prò della scienza.

Quanti ricordi sono legati alla sua memoria! ricordi di tempi lieti, di entusiasmi giovanili, di amici cari perduti, di lunghe, avventurose escursioni!

La consuetudine di 34 anni di lavoro; la comunanza di scopi e di ideali, la passione comune, l'amore al vecchio Istituto del Valentino, avevano stretto fra noi dei legami che mi rendono oggi più amaro il distacco e più triste e dolorosa la scomparsa dell'affezionato compagno di lavoro.

L'Orto botanico di Torino ed i floristi italiani, hanno fatto con lui una perdita irreparabile e mi si è spento con lui un amico provato e fidato!

Egli era l'uomo nato per l'ufficio che ininterrottamente per 57 anni aveva regolarmente adempiuto con la più scrupolosa coscienza e con la cura più meticolosa e sagace.

Egli ha compiuto luminosamente il suo dovere e la sua memoria vivrà nella utilità delle opere sue e nel cuore di tutti quelli che conobbero i pregi del suo ingegno e della sua anima profondamente retta e onesta.

Il cav. Ferrari non nato a tempo per prendere parte alle guerre del 48 e 49, si trovò però in tempo per quella del 1866 e come garibaldino (e come ne andava fiero!) partecipò nelle file del gran Condottiero alla Giornata di Bezzecca.

E volle il fato che egli mancasse ai vivi la vigilia del 4 di Novembre!

Mentre l'Italia tutta volgeva il pensiero riconoscente al « *Soldato ignoto* », gli amici addolorati lo accompagnavano all'ultima dimora!

Torino, novembre 1921.

MATTIROLO ORESTE.

IRENE VOLI CHIAPUSSO

Un nuovo lutto ha colpito la nostra famiglia!

A *Susa*, il giorno 8 corr., si è spenta la nobile signora *Irene Voli*, vedova del compianto storico susino on. *Chiapusso*.

Con ardore di passione la coltissima gentildonna si era dedicata a raccogliere e a riprodurre con l'agile pennello le specie vegetali della Valle di Susa, e a ricercare nelle Biblioteche tutto quanto si riferiva alla storia della Botanica in Piemonte e nella sua valle, che illustrò con notevoli scritti, eleganti nella forma e larghissimamente documentati, dedicati, per la maggior parte, a celebrare i meriti e la memoria di Giov. Francesco Re, l'insigne Autore della *Flora Segusina*.

La scomparsa di questa donna modesta e valorosa, buona, colta e gentile, che all'ideale scientifico dedicò il forte ingegno, nutrito di ottimi studi, è profondamente lamentata da quanti ebbero l'onore di avvicinarla a Susa, a Torino e a Roma, dove risiedeva durante le sessioni parlamentari, e dove era notissima negli ambienti scientifici.

La Valle di Susa ha perduto in Lei una delle sue più eminenti personalità e la botanica piemontese una energia fattrice che molto aveva dato e molto ancora poteva dare in prò della Scienza!

Con mesto rimpianto ci inchiniamo riverenti alla sua memoria!

Rodero, 11 ottobre 1921.

O. MATTIROLO.

GIOVANNI BATTISTA CANNEVA

Il 2 luglio 1921 moriva in Genova, dove era nato il 17 agosto 1841, GIOVANNI BATTISTA CANNEVA.

Verso il 1860 entrava come allievo giardiniere nell'Orto Botanico di Genova, dove era giardiniere suo padre. Giuseppe De Notaris, allora direttore di quell'Orto, rilevava subito le ottime qualità del giovane giardiniere che mentre pienamente eseguiva il suo dovere, trovava anche il tempo di completare e migliorare la sua cultura, e lo nominava, nel gennaio del 1861, giardiniere effettivo.

Egli aveva manifestato grande amore per le piante e per la loro conoscenza, cosicchè De Notaris lo aggregava al Dr. F. Baglietto, al Dr. A. Piccone, all'abate Carestia e ad altri, per la raccolta e la preparazione del materiale per quell'*Erbario crittogamico italiano*, alla compilazione del quale il Canneva cooperò fino alla fine con sempre maggiore attività, con vera passione.

Ed ebbe così occasione di conoscere e di acquistarsi la stima di varii botanici e naturalisti come il marchese G. Doria, il professor R. Gestro, Giuseppe Gibelli, P. A. Saccardo.

La stima grande che di lui aveva De Notaris lo indusse a mandarlo per quattro volte, dal 1864 al 1868, a Cagliari, in seguito a richiesta del prof. P. Gennari, per attendere e collaborare alla istituzione di quel nuovo Orto Botanico.

Nel 1872 il Canneva andava capo giardiniere all'Orto Botanico di Pavia, diretto da Sante Garovaglio e vi rimaneva fino all'ottobre del 1876, allorchè, cedendo finalmente alle continue, insistenti richieste del De Notaris, che dal 1872 era stato chiamato a Roma, e lo voleva presso di sè per istituire l'Orto Botanico, venne a Roma a coprire l'ufficio di vice direttore dell'Orto. Ma il De Notaris moriva nel gennaio dell'anno successivo e gli succedeva N. A. Pedi-

cino che non credette di adottare il programma del suo predecessore. Morto anche egli nel 1883, io assumevo, nell'autunno dello stesso anno, la direzione e ritrovavo il Canneva che aveva imparato a conoscere e a stimare a Pavia. Egli rimase nel suo ufficio fino al 30 giugno del 1903, essendo stato collocato in pensione.

Era instancabile raccoglitore, dotato di occhio acutissimo, di memoria ferrea, cosicchè conosceva moltissime piante spontanee e coltivate.

Attivissimo, appassionato, esempio antico di dedizione al dovere, di rispetto, di devozione, fu di grande aiuto nella organizzazione prima dell' inizio di Orto Botanico che si voleva istituire sull'altipiano di Panisperna, poi nella fondazione del nuovo grande Orto Botanico che lo Stato deliberava nel 1883 di istituire in una parte considerevole dei terreni dove era stata la villa dei Riarii e dei Corsini e che io ho eseguito.

Con me conobbe le grandi difficoltà di ogni natura incontrate nella esecuzione del progetto da me preparato; poco a poco però, attraverso brevi o lunghe interruzioni e riprese, l'Orto Botanico fu fatto. Ed io trovai in lui un obbediente esecutore di ordini, un valente interprete delle parti anche meno facili del progetto, un affezionato e intelligente aiuto.

Cooperò attivamente anche alla costituzione degli Erbarii e delle collezioni del Museo del nuovo Istituto Botanico che io ebbi l'incarico di fondare a Panisperna. E nella raccolta dei materiali per l'Erbario speciale della Flora romana cooperò con sempre inalterato amore e con sempre eguale costanza di lavoro.

Nelle serre egli passava parte della giornata e viveva colle piante che egli amava, osservandole con sguardo carezzevole, lieto di aver contribuito a farle crescere belle, specialmente quando erano rare o di difficile coltivazione e trattandole con vero affetto quando erano malate e temeva non potessero guarire.

Giovanni Battista Canneva fu senza dubbio uno dei pochi veramente valenti capi giardinieri di Orti Botanici della seconda metà del secolo scorso, uno dei pochissimi che alla competenza, all'attitudine, alla attività accompagnasse vera passione.

Egli non doveva essere dimenticato; l'opera sua, sia pure modesta, come fu modesto lui, doveva essere ricordata.

Roma, agosto 1921.

Prof. R. PIROTTA.

Gli **Annali di Botanica** si pubblicano a fascicoli, in tempi non determinati e con numero di fogli e tavole non determinati. Il prezzo sarà indicato numero per numero. Agli autori saranno dati gratuitamente 25 esemplari di estratti. Si potrà tuttavia chiederne un numero maggiore, pagando le sole spese di carta, tiratura, legatura, ecc.

Gli autori sono **responsabili** della forma e del contenuto dei loro lavori.

N.B. — Per qualunque notizia, informazione, schiarimento, rivolgersi al prof. R. PIROTTA, R. Istituto Botanico, Via Milano, 41. — ROMA.